Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle

Über den Einfluss erhöhter Temperatur auf den Kernteilungsmodus von Cyclops

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät

der

Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Alfred Tobias

aus **Amtsfreiheit** (Provinz Brandenburg)

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Halle a. d. S.
1914

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle

Über den Einfluss erhöhter Temperatur auf den Kernteilungsmodus von Cyclops

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät

der

Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Alfred Tobias

aus **Amtsfreiheit** (Provinz Brandenburg)

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Halle a. d. S.
1914

Referent: **Prof. Dr. Valentin Haecker.**

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle.

Über den Einfluss erhöhter Temperatur auf den Kernteilungsmodus von Cyclops.

Von

Alfred Tobias.

Hierzu Tafel XVIII und 53 Textfiguren.

Inhalt:

Seite

Einleitung 369
I. Die Experimente 372
1. Technisches 372
2. Allgemeines über die Wärmewirkung 373
3. Die im Wasser durch die Wärme bedingten Zustandsänderungen 375
4. Über das Amputieren von Eiballen 381
II. Cytologische Ergebnisse 384
1. Befunde an normal behandelten Tieren 384
2. Einfluss der Wärme auf
a) die Teilungsgeschwindigkeit 389
b) die Ovidukteier 390
c) die Reifungs- und Kopulationsstadien 394
d) die Furchungsstadien 406
3. Wirkung der Zurückversetzung in normale Temperatur . . 419
Anhang. Alkohol- und Cocainversuche 423
Schluss. Zusammenfassung 425
Literaturverzeichnis 427
Erklärung der Abbildungen 429

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung ist im Anschluss an die Arbeit V. Haeckers „Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge“ und die daran anknüpfende I. Schillers „Über künstliche Erzeugung primitiver Kernteilungsfiguren bei Cyclops“ unternommen worden. Die beiden Arbeiten hatten gezeigt, dass durch den Einfluss von Äther und Chloroform der Kernteilungstypus derart verändert werden konnte, dass er grosse Ähnlichkeit mit primitiven Teilungsbildern zeigte; so mit Amitosen und Teilungstypen, wie sie bei der Eireifung und bei Protozoen vorkommen. Ich

werde im Laufe meiner Arbeit noch öfter auf diese Befunde zu sprechen kommen.

Es sollte nun der Einfluss anderer Narcotica studiert werden, und zwar wurden Versuche mit Alkohol und Cocain angestellt. Die bei allerdings nur 100 Tieren gemachten Ergebnisse dieser Versuche sollen am Schlusse der Arbeit kurz besprochen werden; sie waren wenig zufriedenstellend: teilweise traten gar keine Abnormitäten ein, teilweise solche mit so verschiedener Intensität, dass, abgesehen von der individuellen Empfindlichkeit der Tiere, neben der Alkohol- oder Cocainwirkung offenbar noch andere zunächst unkontrollierbare Faktoren in Betracht kamen.

Ich änderte daher meinen Plan und wandte mich der Untersuchung über die Beeinflussung des Teilungsmodus durch elementarere Faktoren zu, die vielleicht schon bei diesen ersten Versuchen eine Rolle gespielt hatten. Solche elementare Faktoren wären die Menge und Art der Nahrung, Beleuchtung, Druck und Temperaturschwankungen, Veränderungen im Gasgehalt des Wassers und mechanische Reizungen.

Von all diesen Fragen konnte ich aber nur den Einfluss der Temperatur studieren, und zwar musste ich mich auch da noch darauf beschränken, Versuche mit erhöhter Temperatur anzustellen, da schon hier so viele Einzelfragen auftauchten, die die Untersuchung ausserordentlich verwickelten. So hatte die Erhöhung der Temperatur eine Herabminderung der Absorptionsfähigkeit des Wassers für Gase im Gefolge. Fanden sich nun bei der Einwirkung erhöhter Temperatur Abnormitäten, so konnte diese sowohl direkt von der Wärme als auch indirekt von den durch sie geänderten Zustandsbedingungen abhängig sein. Daher musste erst einmal untersucht werden, ob ein beträchtlicher Unterschied im Gasgehalt des warmen Wassers von dem des normalen zu verzeichnen war. War dies der Fall, so musste die Wirkung der veränderten Gasmenge allein, also mit Ausschluss des Wärmefaktors, auf die Eier untersucht werden.

Nachdem nun diese Fragen entschieden waren und sich herausgestellt hatte, dass Wärme vollständig im Vordergrund stand, musste ich mich, bevor die Art des Einflusses auf den Teilungsmodus studiert werden konnte, zuerst darüber orientieren, in welchen Fällen überhaupt eine Wärmewirkung eintrat. Da waren einerseits äussere Faktoren zu beachten, erstens die Höhe

der Temperatur, bezw. die Temperaturdifferenz, zweitens die Dauer der Einwirkung und schliesslich das Temperaturgefälle, d. h. die Geschwindigkeit, mit der das Versuchsobjekt aus der normalen Temperatur in die höhere übergeführt wurde. Andererseits waren noch innere, der Konstitution der Eier zuzuschreibende Faktoren zu berücksichtigen, so das Stadium, in dem sie sich während der Überführung in die Wärme befanden, ob Oviduktei, ob reif, ob im tieferen oder höheren Furchungsstadium, vielleicht auch die Phase der Mitose und schliesslich noch die Widerstandsfähigkeit der Art und des Individuums gegen die Wärme.

Diese mehr physiologischen Fragen habe ich nur soweit untersucht, als sie für die Erledigung der Hauptfrage: Wie wirkt die erhöhte Temperatur auf den Teilungsmodus? von Bedeutung waren. Diese Art der Wärmewirkung wurde durch Vergleich mit dem normalen festgestellt; fanden sich etwa bei normalen Tieren auch manchmal derartige Abnormitäten, so hätten wir natürlich keine spezifische Wärmewirkung gehabt.

Es könnte höchstens der Fall eintreten, dass die Bildung solcher Abnormitäten durch die Wärme noch begünstigt würde, so dass also die Addition zweier verschiedener aber gleichwirkender Ursachen eine erhöhte Wirkung erzielte, und infolgedessen die beeinflussten Eier eine grössere Anzahl der Abnormitäten zeigten; dies wäre aber nur ein quantitativer Unterschied.

Als weiteres Kriterium dafür, ob wir es tatsächlich mit einer Wärmewirkung zu tun hatten, musste festgestellt werden, ob die Abnormitäten auch in genügender prozentischer Anzahl vorhanden waren, sowohl in den einzelnen Eiballen, als auch bei allen behandelten Tieren. Musste die erste Forderung verneint werden, zeigten also nur wenige Eier eines Eiballens Abnormitäten, wenn auch bei vielen Tieren, so war dafür wohl kaum die auf alle Eier gleichmässig wirkende Wärme verantwortlich zu machen, sondern irgend ein lokaler Reiz. Traten andererseits zwar in allen Eiern eines Tieres Abweichungen auf, jedoch nur bei wenigen Individuen, so konnte dies nur auf eine besondere Konstitution des Tieres und seiner Eier zurückgeführt werden. Oder wenn sich derartiges häufiger fand, aber nur zu gewissen Zeiten, so konnten auch Saisonerscheinungen oder epidemische Erkrankungen mitspielen.

Auf diese Erwägungen hin wurden nun folgende Versuchsreihen angestellt: es wurde zuerst konstatiert, dass bei gewisser

Temperatur gewisse Abweichungen vom Normalen auftraten. Darauf wurden die durch die erhöhte Temperatur im Wasser geänderten Zustandsbedingungen festgestellt, und ihre Wirkung auf die Eier mit Ausschluss des Wärmefaktors untersucht. Nachdem dann diese Faktoren ausgeschaltet waren, konnte der Einfluss der Wärme auf die verschiedenen Stadien der Eier untersucht werden. Einige wenige Versuche wurden schliesslich noch über die Wirkung der Zurückversetzung der Eier in normale Verhältnisse angestellt.

I. Die Experimente.

1. Technisches.

Das Material bestand hauptsächlich aus Cyclops viridis Jurine, der während der wärmeren Jahreszeit stets reichlich zu haben war und wegen seiner relativ geringen Chromosomenzahl (12 somatische) und der bedeutenden Grösse seiner Eier gut analysierbare Bilder zeigte. In der kalten Jahreszeit wurde aber diese Art von den in grossen Mengen auftretenden C. strenuus Fischer fast gänzlich verdrängt, und ich musste dann mit dieser für die Untersuchung weniger günstigen Art (er besitzt 22 Chromosomen und kleinere Eier) vorlieb nehmen. Ausserdem wurden noch C. albidus Jurine, C. fuscus Jurine, C. fuscus var. distinctus Richard und C. insignis Claus benutzt. Die Bezeichnungen der Arten entsprechen den von Schmeil angegebenen. Beschafft wurde das Material aus verschiedenen Tümpeln der Umgebung Halles; es wurde stets in dem ursprünglichen Wasser mit Pflanzen (Elodea) und Detritus gehalten. Zur Erleichterung des Aussuchens benutzte ich weisse Näpfe, diese wurden vor einem nach Norden gelegenen Fenster aufgestellt, um die Tiere nur engbegrenzten normalen Temperaturschwankungen auszusetzen. Zur Kontrolle, ob wir es hier auch mit natürlichen Bedingungen zu tun hatten, wurden häufig Tiere aus diesen Becken konserviert und untersucht. Es wurden stets normale Bilder gefunden bis auf die weiter unten besprochenen, auch sonst bei normalen Tieren gelegentlich auftretenden Abweichungen.

Als Konservierungsflüssigkeiten benutzte ich hauptsächlich das Apathysche Sublimatgemisch (100 ccm 50% Alkohol, 3—4 g Sublimat, ½ g Kochsalz), es wurde vor dem Gebrauch auf 40° erwärmt, nach dem Auskühlen wurden die Objekte mit Jodalkohol nachbehandelt. Die Resultate waren im allgemeinen gut, manchmal traten aber auch Schrumpfungen ein, die vielleicht darauf zurückzuführen sind, dass die Lösung nicht frisch genug war. Ausserdem wurden auch einigemal das Gilsonsche Sublimatgemisch (Salpetersäure, Eisessig, Sublimat und Alkohol), die Flemmingsche Flüssigkeit (Chromosmiumessigsäure) und das vom Rathsche Gemisch (Pikrinosmiumessigsäure) angewandt. Zum Färben benutzte ich hauptsächlich Delafieldsches Hämatoxylin. Die Färbung mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin machte insofern Schwierigkeiten, als der Dotter sich stets sehr stark mitfärbte und beim Differenzieren den Farbstoff fast ebenso festhielt, wie das Chromatin.

Die Wärmeversuche wurden folgendermassen ausgeführt: In ein mit Wasser gefülltes Heizaquarium wurden mehrere kleinere Glasgefässe von ungefähr 180 ccm Inhalt gestellt. Sie waren mit dem entsprechenden Teichwasser gefüllt, und möglichst gleichlange Stücke Elodea sorgten für die Sauerstoffzufuhr. Eine kleine Gasflamme hielt das Wasser auf einer bestimmten, möglichst konstanten Temperatur. (Schwankungen waren nur bei mehrstündigen Versuchen zu beobachten und hielten sich in den Grenzen von 2—3°). Die zu behandelnden Tiere wurden nun den Zuchtbecken entnommen, in die kleinen Glasgefässe übergeführt und dort bestimmte Zeit der Einwirkung der Wärme ausgesetzt. Später wurde die Versuchsanordnung insofern abgeändert, als statt der oben beschriebenen Gefässe kleinere Glastuben benutzt wurden, natürlich auch mit Teichwasser und Elodea. Für die Ergebnisse war dies nicht von Einfluss, dafür erleichterte es aber ausserordentlich das Wiederauffinden der abgetrennten Eiballen.

2. Allgemeines über die Wärmewirkung.

Es soll nun zuerst die in der Einleitung aufgeworfene Frage beantwortet werden, in welchen Fällen treten überhaupt Wärmewirkungen auf? Es waren, wie wir sahen, verschiedene Faktoren zu beachten, nämlich äussere, die im Experiment willkürlich abgeändert werden konnten, und innere im Ei enthaltene Dispositionen. In der ersten Gruppe käme vor allem die angewandte Temperaturhöhe in Betracht. Es zeigte sich bald, dass Temperaturen, wie sie noch in der Natur vorkommen, bis ungefähr 25°, nur selten einen Einfluss auf die Eier ausübten,[1]) selbst wenn eine starke Temperaturdifferenz, wie bei Überführung von 5° auf 25°, in Anwendung kam. Erst bei Temperaturen von 30—35° konnte man auf den Eintritt von Abnormitäten mit grösserer Sicherheit rechnen. Diese Wärmegrade wirkten nun aber oft schon tötlich auf die Tiere, besonders wenn sie aus relativ niedriger Temperatur in die höhere übergeführt wurden. Dagegen zeigten die abgelegten Eier eine viel grössere Lebensfähigkeit als ihre Muttertiere. So konnte ich öfters beobachten, dass die Eier sich unbeschadet weiter furchten, während das Tier selbst, auch in normale Temperatur wieder zurückgebracht, sich nicht mehr erholte. Infolgedessen wurden zur Untersuchung der Furchungsstadien nur noch die amputierten Eiballen behandelt, die, wie wir weiter unten sehen werden, sich trotz ihrer Trennung

[1]) Es handelte sich hier stets um eine sofort morphologisch hervortretende Wärmewirkung; nicht um eine solche, die erst bei der späteren embryonalen Entwicklung eventuell noch auftreten konnte.

vom Muttertier normal entwickeln. Diese Methode konnte allerdings bei Behandlung der Ovidukteier nicht angewendet werden. Denn hier war natürlich das Überleben des Muttertieres, mit dem ja die Ovidukteier noch organisch verbunden waren, sehr wichtig für ihre Entwicklung. Da aber, wie wir schon sahen, diese hohen Temperaturen auf die Tiere schon tötlich wirkten, so haben wir die Ergebnisse nur einigen verhältnismässig lebenskräftigen Tieren zu verdanken. Dasselbe gilt auch für die Stadien der Eireifung, denn wenn man diese verhältnismässig schnell verlaufenden Phasen erlangen wollte, konnte man nicht warten, bis das Tier die Eier in normaler Temperatur abgelegt hatte, und es erst dann in die Wärme überführen, sondern man musste das Tier in der Wärme ablegen lassen; also auch hier war man vom Überleben des Tieres abhängig.

Die Einwirkungsdauer schwankte zwischen 20 Minuten und 3 Stunden; im allgemeinen traten schon nach 1 Stunde die Abnormitäten ein, dies ist ja ungefähr die Zeit, die zwischen zwei Mitosen liegt. Meine Untersuchungen beschränkten sich hauptsächlich auf die Einwirkung einer schroffen Temperatursteigerung, d. h. die plötzliche Überführung in die höhere Temperatur. Dagegen wurde die Wirkung einer allmählichen Erwärmung nicht untersucht, vor allem deshalb, weil dies eine längere Behandlungszeit erforderte, hierbei schreitet aber die Furchung weiter und kommt dann schliesslich in Stadien, bei denen die Abnormitäten nicht mehr analysierbar sind.

Es hatte sich nämlich gezeigt, und damit kämen wir zu den inneren Faktoren, dass bei den ausgetretenen Eiern die jüngsten Stadien am meisten den Einflüssen der Temperatur unterworfen waren. Während im Embryonal- und Gastrulastadium gar keine Beeinflussung zu erkennen war, im Blastulastadium nur selten und bei relativ hoher Temperatur (37 °), so fand ich häufig, dass im Stadium der Reifungsteilung schon relativ niedere Temperaturen starke Schädigungen hervorriefen, was oft so weit ging, dass die Eier ganz zerfielen.

Zur Untersuchung der Frage, ob ein bestimmtes Stadium der Mitose von Bedeutung für die eintretenden Anomalien war, wurde der eine Eiballen im Augenblick der Überführung des anderen in die Wärme konserviert, da ja die beiden Eiballen stets Eier von gleichen Stadien enthielten. Ich kann aber leider

über die Ergebnisse dieser Untersuchung kein bestimmtes Urteil fällen, da nicht genug Versuche angestellt worden waren und hier noch Hunderte zu wenig gewesen wären; denn wir haben ja in diesem Falle die beiden kombinierten inneren Faktoren in ihrer Wirkung zu isolieren: erstens die Höhe des Furchungsstadiums und zweitens die jeweilige Phase der Kernteilung im Augenblick der Überführung in die Wärme.

Schliesslich wären noch als innere Faktoren die Empfindlichkeit des Individuums und der Art zu erwähnen. Während ich von dem ersten nur sagen kann, dass eben bei dem einen Tier die Abnormitäten stärker als bei dem anderen auftraten, teilweise auch in anderer Form, so habe ich im zweiten Falle gefunden, dass die verschiedenen Arten auch verschiedene Widerstandsfähigkeit gegen die Wärme zeigten. So war vor allem C. albidus imstande, höhere Temperaturen zu ertragen, sowohl das Tier selbst, als auch seine Eier, daher stammen die meisten Befunde über abnorme Reifungsteilungen und Ovidukteier von dieser Art, während diese Stadien anderer Arten meist gänzlich zerfallen waren, wenn nicht gar das Tier selbst schon zugrunde gegangen war.

3. Die im Wasser durch die Wärme bedingten Zustandsänderungen und deren Einfluss auf die Eier.

Es wäre nun weiter die andere in der Einleitung gestellte Frage zu untersuchen, ob die Abnormitäten, wie sie unter dem Einfluss der erhöhten Temperatur auftraten, unmittelbar von der Wärme abhingen, oder erst mittelbar von der durch sie im Wasser hervorgerufenen Zustandsänderung.

Hier käme vor allem die verminderte Absorptionsfähigkeit des Wassers für Sauerstoff, der ja für die Entwicklung so nötig ist, in Frage. Es existieren nun genaue Tabellen über den Absorptionskoeffizienten für Sauerstoff im Wasser; diese sind aber entweder für reinen oder für den atmosphärischen Sauerstoff berechnet und konnten für meine Untersuchungen nicht benutzt werden, da hier noch besondere Komplikationen zu beachten waren: bei meinen Experimenten wurde nämlich das Wasser nicht allein mit atmosphärischem Sauerstoff, sondern auch mit dem durch die Assimilation der Pflanzen erzeugten versorgt. Die Assimilation ist nun aber wiederum abhängig von der Stärke der Beleuchtung, und nur bei intensivem

Sonnenlicht, das längere Zeit einwirkte, konnte der Sättigungspunkt annähernd erreicht werden, der also dann dem in der Tabelle für reinen Sauerstoff angegebenen Absorptionskoeffizienten entsprechen würde. Ausserdem wird noch die Assimilation, wenn auch in geringerem Maße, durch Erhöhung der Temperatur gesteigert. Dieselbe Ursache wirkt also bezüglich des Sauerstoffgehaltes des Wassers in zwei entgegengesetzten Richtungen: Sie mindert seine Absorption herab, erhöht aber seine Produktion durch die Pflanzen.

Diese Verwicklungen machten es nötig, dass der Sauerstoffgehalt im Wasser für jeden einzelnen Fall bestimmt werden musste. Es wurde hierzu die Winklersche Titrationsmethode benutzt: sie ergab sehr zufriedenstellende Resultate. Von dem zu untersuchenden Wasser wurden immer zwei Proben in gut verschliessbare ungefähr 150 ccm fassende Flaschen gefüllt, dann $^1/_2$ ccm jodkaliumhaltige Natriumhydroxydlösung und $^1/_2$ ccm Manganochloridlösung zugesetzt. Darauf wurde umgeschüttelt, und nachdem sich der Niederschlag zu Boden gesetzt hatte, wurde er wieder durch Zusatz von 5 ccm konzentrierter Salzsäure gelöst. Es wurden nun einige Kubikzentimeter Stärkelösung zugesetzt und gegen n/100 Thiosulfatlösung titriert. Man kann dann die ausgeschiedene Menge Jod als Äquivalent für den im Wasser enthalten gewesenen freien Sauerstoff berechnen.

Normal				Wärme	
I	II	III	IV	V	VI
Temp.	O_2-Gehalt	Tageszeit	Wetter	Temp.	O_2-Gehalt
14°	**11,46**	10 h Vorm.	?	30°	**4.92**
$21^1/_2$°	**9,14**	9 h Vorm.	klar	33°	**6.00**
$21^1/_2$°	**7.95**	9 h Vorm.	klar	33°	**5,95**
$16^1/_2$°	**11,82**	$3^1/_4$ Nachm.	?	31°	**8,30**
21°	**12,02**	$6^1/_4$ Nachm.	wechselnd	$31^1/_2$°	**7,78**
21°	**10,75**	$6^1/_4$ Nachm.	bewölkt	$31^1/_2$°	**6,49**

In der Tabelle sind zunächst in den ersten beiden Vertikalreihen einige Messungen des Sauerstoffgehaltes angegeben, die an dem Wasser verschiedener Aquarien unter normalen (natürlichen) Bedingungen gemacht wurden. Die letzten beiden Reihen geben Messungen, die bei anderen Gefässen bei erhöhter Temperatur zur gleichen Tageszeit angefertigt wurden. Die unter Sauerstoff-

gehalt angeführte Zahl gibt jeweils an, wieviel Kubikzentimeter Sauerstoff im Liter enthalten sind. Ganz genau können diese Zahlen einander nicht entsprechen, da, abgesehen von unvermeidlichen Beobachtungsfehlern, es nicht möglich war, den einzelnen Gefässen Pflanzenstücke beizugeben, die für die Assimilation vollständig gleichwertig waren. Jedenfalls ist aber aus der Tabelle, Vertikalreihe II und VI, ganz deutlich zu erkennen, dass die Temperaturerhöhung eine ganz erhebliche Herabminderung des Sauerstoffgehaltes im Gefolge hatte. Doch noch etwas anderes zeigt uns die Tabelle: der Sauerstoffgehalt war vormittags niedriger als nachmittags; dies ist natürlich der längeren Assimilationstätigkeit der Pflanzen zuzuschreiben, wodurch der Sauerstoffgehalt des Wassers allmählich dem Sättigungspunkte genähert wird, um dann über Nacht durch das Atmen der Pflanze wieder zurückzugehen.

Die Frage, ob dieser Unterschied im Sauerstoffgehalt von 2—6 ccm pro Liter für die Entwicklung der Eier von Einfluss war, wurde, um sicherer zu gehen, auf doppelte Weise zu lösen gesucht. Es wurden folgende zwei Versuchsreihen angestellt: die Tiere wurden

1. mit normaler Temperatur und weniger als normalen Sauerstoffgehalt,
2. mit erhöhter Temperatur und normalem Sauerstoffgehalt

behandelt.

Die für die erste Versuchsreihe nötigen Bedingungen wurden dadurch erzielt, dass Wasser ohne Pflanzen auf 35—40° erwärmt, luftdicht zugedeckt und dann auf die normale Temperatur abgekühlt wurde. Darauf wurde das Versuchstier hineingebracht, 1—5 Stunden darin gelassen und dann konserviert. Das Wasser wurde sofort titriert, und es ergaben sich bei den 12 angestellten Versuchen folgende Werte für den Sauerstoffgehalt pro Liter: 1,64; 2,22; 2,47; 2,57; 2,66; 3,92; 4,24; 4,26; 4,28; 4,35; 4,56; 4,65 ccm; also eher noch weniger wie die für die Wärmeversuche bestimmten Mengen. Die Untersuchung der Eier von 87 Tieren, die in diesen Bedingungen gehalten worden waren, zeigte nun aber durchweg eine ganz normale Entwicklung.

Bei der zweiten Versuchsreihe wurden die in erhöhter Temperatur gehaltenen Aquarien mit viel Pflanzen ver-

sehen und starker Beleuchtung ausgesetzt, so dass der Sauerstoffgehalt trotz einer Temperatur von 34° bis auf über 10 ccm pro Liter stieg, was dem gewöhnlichen Sauerstoffgehalt bei normaler Temperatur annähernd entspricht. Dennoch konnte ich hier die für die Wärmewirkung typischen Abnormitäten finden. Allerdings war die zweite Versuchsreihe nicht in dem Umfange wie die erste angesetzt worden.

Jedenfalls zeigen diese beiden Versuchsreihen:

Norm. Temp. — wenig O_2 = keine Abnormitäten,

Erhöhte Temp. — norm. O_2 = Abnormitäten vorhanden,

ganz deutlich, dass der Sauerstoff bei der Hervorrufung der Abnormitäten keine Rolle spielt, d. h. natürlich nur in den Grenzen, in denen sein Gehalt im Wasser infolge der Temperaturveränderung schwankt; dass ein stärkerer Mangel für die Entwicklung schädlich ist, ist ja schon oft gezeigt worden.

Auch in der Natur sind die Tiere solchen Schwankungen im Sauerstoffgehalt, verursacht durch den Wechsel von Tag und Nacht, von trübem und klarem Wetter, unterworfen. Ich habe hierüber einige Untersuchungen angestellt, indem ich Teichwasser an Ort und Stelle in gut verschliessbare Flaschen füllte und dieses dann im Laboratorium titrierte. So fand ich am 13. Juni 1912 bei trübem, nebligem Wetter und einer Temperatur von 18° an der Oberfläche eines Teiches, der am Grunde mit Pflanzen bewachsen war, an verschiedenen Proben 3,61; 3,68; 3,80; 3,90 ccm Sauerstoff pro Liter. Bei einem anderen stark mit Pflanzen bewachsenen Teiche fand ich am 18. Juni 1912 nachmittags 3 Uhr bei trübem Wetter (Landregen) und einer Temperatur von 12° 5,34 und 5,33 ccm Sauerstoff pro Liter. Dies sind also Werte, welche teilweise noch unter denen liegen, die für die Temperaturexperimente gefunden worden waren. Bei klarem Sonnenwetter wird aber bei längere Zeit anhaltender Assimilation eine Sättigung des Wassers mit Sauerstoff eintreten können, was bei 15° ungefähr 34 ccm pro Liter beträgt. Wir haben also in der freien Natur noch grössere Schwankungen wie bei unseren Versuchen. Nur ist dort der Übergang sehr allmählich, während wir die Tiere plötzlich in ganz andere Verhältnisse brachten, doch auch dies ist, wie die soeben angezeigten Versuchsreihen zeigen, nicht von Einfluss.

Weiter hätten wir uns zu fragen, ob die erhöhte Temperatur vielleicht den Kohlensäuregehalt so änderte, dass hier der

Grund für die Abweichungen vom Normalen zu suchen wäre.[1]) Nun löst ja warmes Wasser viel weniger Kohlensäure als kaltes, und da bisher nur ein Übermass, nicht aber der Mangel an Kohlensäure für schädlich befunden wurde, so hätte sich ja eigentlich ein weiteres Eingehen auf diesen Punkt erübrigt. Da aber wiederum durch erhöhte Temperatur die Respiration der Pflanzen in viel stärkerem Maße begünstigt wird, als die Assimilation, war es denkbar, dass trotz des oben angegebenen Sachverhaltes durch diese indirekte Temperaturwirkung eine stärkere Anhäufung von Kohlensäure stattfand, und auch schon aus dem Grunde die Möglichkeit einer derartigen Steigerung bestand, weil das angewandte Aquarienwasser niemals mit Kohlensäure vollkommen gesättigt war.

Daher mussten auch hier Titrationsversuche angestellt werden und zwar wurden Titrierungen mit n/10 Natriumhydroxyd benutzt und ausserdem zur Kontrolle n/100 Calciumhydroxyd, als Indikator diente Phenolphthaleïn. Die 1/10 Normallösung erwies sich als zu stark, und auch bei der 1/100 Normallösung trat der Umschlag schon nach 1—2 Tropfen ein. Jedenfalls zeigte sich, dass das kalte Wasser etwas mehr Calciumhydroxyd als das warme zur Neutralisation brauchte, also auch mehr Kohlensäure enthielt. Meistens aber reagierte das Wasser infolge des (mit Hilfe von Nesslers Reagens[2]) nachweisbaren) Ammoniakgehaltes schon von vornherein alkalisch, so dass gleich beim Zusatze von Phenolphthaleïn eine Rötung eintrat, der Umschlag für Kohlensäure also nicht mehr zu messen war. Hieraus lässt sich schliessen, dass im alkalischen (speziell ammoniakalischen) Wasser überhaupt keine freie Kohlensäure vorhanden war, da sie mit dem Ammoniak zu Ammoniumcarbonat verbunden sein musste, es könnte höchstens von CO_3-Ionen die Rede sein. Knauthe gibt an, man solle in diesem Falle das Wasser kochen

[1]) Amma hat bei seiner Untersuchung über die Natur der für die Keimbahnzellen charakteristischen Ektosomen die Cyclopseier mit viel Kohlensäure und Stickstoff behandelt. Es hatte sich gezeigt, dass dann die Ektosomen bedeutend stärker auftraten und bei Stickstoff häufig die Zellteilung unterblieb.

[2]) „Dargestellt durch Zusatz von Quecksilberchloridlösung zu 5 ccm Jodkaliumlösung, bis eben ein bleibender Niederschlag entsteht; nach einiger Zeit wird filtriert und das Filtrat mit etwa 10 ccm Kalilauge versetzt." (Volhards Anleitung zur qualitativen chemischen Analyse. München 1912.)

und dann wie oben angegeben titrieren. Da aber hierbei nicht nur das Ammoniak, sondern auch die Kohlensäure ausgetrieben wird, habe ich selbstverständlich auf diese Prozedur verzichtet.

Haben nun meine Untersuchungen zwar keinen zahlenmässigen Wert für den Kohlensäuregehalt ergeben, so haben sie doch gezeigt, dass unter allen Versuchsbedingungen nur ganz geringe Spuren davon vorhanden waren und zwar bei erhöhter Temperatur eher noch weniger als bei normaler. Dass aber ein unter dem Normalen bleibender Kohlensäuregehalt für die Entwicklung nachteilig sein könnte, ist, wie schon oben erwähnt, sehr unwahrscheinlich. Dafür sprechen auch meine Sauerstoffversuche, wo ja durch das Erwärmen nicht nur Sauerstoff, sondern auch die anderen Gase, also auch Kohlensäure, ausgetrieben worden waren, ohne dass dies für die Entwicklung irgendwelche Folgen gehabt hatte. So können wir also bei unseren Experimenten auch die Kohlensäure als die Ursache der Abnormitäten ausschliessen.

Die starke ammoniakalische Reaktion des Wassers erregte nun in mir den Verdacht, dass hier vielleicht die Ursache der Abweichung zu suchen wäre; besonders da Ammoniak als starkes Fischgift bekannt ist. Nun setzt ja zwar die Temperaturerhöhung die Absorptionsfähigkeit des Wassers auch für Ammoniak stark herab, doch, da wir noch Pflanzen und Spuren von Detritus darin hatten, konnten möglicherweise Fäulnisprozesse, die ja bei erhöhter Temperatur rascher vonstatten gehen, einen stärkeren Ammoniakgehalt im Gefolge haben. Um nun dies zu untersuchen, wandte ich die kolorimetrische Methode mit Nesslers Reagens an. Ich benutzte hierzu zwei vollständig gleiche Zylinder von 180 ccm Inhalt. In den einen wurde das normale, in den anderen das erwärmte Wasser gegossen, zu jedem wurden 10 ccm von dem Nesslerschen Reagens zugesetzt und dann gut umgeschüttelt. Das normale Wasser zeigte stets eine dunklere Färbung, also auch eine stärkere Fällung von Oxydimerkuriammoniumjodid, während das erwärmte Wasser einen geringeren Gehalt an Ammonium verriet. Ein geringerer Ammoniakgehalt kann aber ebensowenig wie ein unternormaler Kohlensäuregehalt auf die Entwicklung einen störenden Einfluss ausüben, wie die wiederholt zitierten Versuche, Austreibung von Sauerstoff und damit aller Gase zeigen. Also auch Ammoniak spielt bei unseren Versuchen keine Rolle.

Eine Umkehrung der Verhältnisse fand allerdings statt, wenn das Wasser mehrere Tage warm gehalten worden war, dann waren oft starke, durch die Wärme begünstigte Fäulnisprozesse eingetreten, und die Untersuchung zeigte dann auch einen höheren Gehalt an Ammoniak als bei normalem Wasser. Aus diesem Grunde wurde immer das Wasser nur kurze Zeit benutzt und stets mit gesunden, frischen Pflanzen versehen.

Von sonstigen durch die Wärme im Wasser hervorgerufenen Änderungen im Gasgehalt käme noch vielleicht Stickstoff und Schwefelwasserstoff in Betracht, doch auch diese beiden Gase treten erst bei längerer Fäulnis auf. Diese war aber, wie bereits erwähnt, bei meiner Versuchsanordnung ausgeschlossen.

Schliesslich könnte man noch vermuten, dass durch die Wärme mehr Salze im Wasser gelöst worden wären, wodurch vielleicht eine hypertonische Reizwirkung auf die Eier ausgeübt werden konnte. Die Salze könnten aber nur aus den Glasgefässen selbst herstammen, da Sand oder dergleichen nicht hinzugefügt wurde. Nun löst sich allerdings das Glas im Wasser etwas, aber in sehr geringen Spuren, die erfahrungsgemäss gleich Null werden, wenn die Gefässe längere Zeit schon mit Wasser benetzt waren, und dies war bei meinen Versuchen der Fall. Auch eine erhöhte Konzentration durch die stärkere Verdunstung bei der Wärme war bei der relativ grossen Menge des Wassers im Verhältnis zu seiner Oberfläche und der kurzen Dauer der Einwirkung nicht zu berücksichtigen. Also auch diese Faktoren waren für unsere Frage auszuschalten.

So haben wir denn gefunden, dass alle die Bedingungen, die durch die Erhöhung der Temperatur verändert werden konnten, und die für die Entwicklung der Eier entweder in positiver oder negativer Richtung in Betracht kamen, nicht für die Entstehung der Abnormitäten verantwortlich gemacht werden dürfen.[1]) Die Wärme ist also die alleinige Ursache.

4. Über das Amputieren der Eiballen.

Da es mir nun darauf ankam, möglichst gleichwertige Eier, d. h. also solche, die in gleichem Stadium waren und von Tieren mit gleicher Konstitution abstammten, gleichzeitig unter den normalen und abgeänderten Bedingungen beobachten und vergleichen zu können, benutzte ich die auch von Haecker bereits angewandte

[1]) Selbstverständlich ist dies nur für die Grenzen gemeint, in denen diese Faktoren infolge der hier angewandten Temperaturänderung schwanken.

Methode, die Zwillingseiballen eines und desselben Muttertieres, die ja diese Bedingungen am besten erfüllen, unter der Wirkung verschiedener Einflüsse zu betrachten. Auf diese Weise hatte man doch wenigstens zwei Serien von Objekten, die in allen Voraussetzungen bis auf den experimentell abgeänderten Faktor übereinstimmten. Um dies nun aber ausführen zu können, musste mindestens ein Eiballen vom Muttertier getrennt werden, und es war nun die Frage, ob dies nicht für seine Entwicklung nachteilige Folgen haben könnte.

Hierfür schienen sehr die Befunde Schillers zu sprechen. Er beschreibt, dass beim Anschneiden des hinteren Abschnittes eines Eiballens vermittels eines sehr scharfen Messers, einer feinen Holz- oder Glasnadel, „nicht nur in der zurückgebliebenen Hälfte des amputierten Eisackes, sondern oft auch in dem intakten Eisack Abnormitäten aller Art“ auftraten.

Über die Art des hier wirkenden Reizes hat er noch nichts feststellen können. Diesen Ergebnissen möchte ich die Ansicht Schmeils über die Konstitution der Eisäcke gegenüberstellen: „Wir haben es hier doch tatsächlich nicht mit Säcken zu tun, welche die Eier enthalten, sondern mit einer Anzahl Eier, welche durch ein Sekret, das die Eier vollkommen umgibt und durch den Einfluss des Wassers erhärtet ist, zusammengehalten werden: also mit Eiballen.“ Die Eier stehen also mit dem Muttertier nur vermittelst der Kittsubstanz in Verbindung; irgend eine Nahrungs- oder Reizvermittelung ist bisher noch nicht gefunden worden und wäre auch bei den vollkommen ausgebildeten, reichlich mit Dottermaterial versehenen Eiern überflüssig. Diese Eiballen sind demnach eine ganz analoge Bildung, wie die Eipakete oder Cocons anderer Tiere, nur dass sie mit dem Muttertier in allerdings ganz äusserlicher Verbindung stehen. Man könnte sich ja zur Not noch vorstellen, dass das Ausschneiden des einen Eisackes in dem zurückbleibenden Teile vielleicht durch Eindringen von Wasser irgendwelche Wirkungen hervorbrächte. Dass die vom Schnitte selbst getroffenen Eier und die ihnen zunächstliegenden, bei der Operation sicher stark gepressten, geschädigt werden müssen, ist ja natürlich. Wie nun aber eine Beeinflussung des anderen Eiballens zustande kommen soll, erscheint mir sehr dunkel. Höchstens könnte man noch an eine Gleichgewichtsstörung denken. Jedoch auch dies ist, wie wir unten sehen werden,

auszuschalten, auch spricht hiergegen die oft ganz ungleichmässige Belastung der Eiballen durch Vorticellen- und Diatomeenkolonien, die von keinerlei Wirkung auf die Eier ist.

Wenn nun wirklich genügend Belege für die Angaben Schillers vorhanden waren, so müsste nach einer anderen Ursache gesucht werden, die gleichmässig auf beide Eiballen eingewirkt hatte. Da wäre dann wohl das Nächstliegende, die starken mechanischen Reize dafür verantwortlich zu machen, denen die zarten Eier ausgesetzt sind beim Einfangen mit der Pipette, beim Auflegen auf den Objektträger oder dergleichen, wobei die Tiere meist sehr stark zappeln, dann bei der Operation selbst und schliesslich beim Zurückführen ins Wasser. Für diese Annahme spricht auch die Art der gefundenen Anomalien, so die mehrfach beschriebenen Synkaryen, die sich häufig in multipolarer Teilung befanden, wenn wir hiermit die Angaben Boveris und Wilsons vergleichen, wonach das Unterbleiben der Zellteilungen und die Bildung mehrpoliger Mitosen durch Pressung und Schütteln experimentell hervorgerufen werden kann.

Ich habe nun einige Versuche angestellt, teils um die Befunde Schillers, die ja für die Anordnung meiner weiteren Experimente von Wichtigkeit waren, zu kontrollieren, teils um zu untersuchen, ob auch der vom Tiere völlig getrennte Eiballen sich normal entwickelte; denn da dieser im Gegensatze zu dem vom Muttertiere umhergetragenen wahrscheinlich weniger reichlich mit Sauerstoff versorgt wird, lag der Gedanke nahe, dass er vielleicht in der Teilungsgeschwindigkeit gegen den anderen zurückbleiben, wenn nicht gar erheblich geschädigt würde. Um nun dies zu untersuchen, wurde einer Anzahl von Tieren der eine Eiballen direkt am Körper mit einer Lanzette amputiert und in möglichst reinem Teichwasser mit Elodea in einem kleinen Gefäss gehalten, während das Tier mit dem anderen Eiballen in ein anderes Gefäss gebracht wurde und dort unbeschadet durch die Operation umherschwamm. Die beiden Eiballen wurden nun gleichzeitig konserviert und zeigten in jedem Falle ganz gleiche normale Bilder. Ich begnügte mich hier mit der Konstatierung dieser Tatsache bei acht Exemplaren in verschiedenen Stadien und Trennungszeiten der beiden Eiballen von 2—30 Stunden, da erstens bei so ausnahmslos normalem Verlauf ein Zufall ausgeschlossen erscheint und zweitens, weil ich später bei meinen Versuchen noch

oft Gelegenheit hatte, die Entwicklung aus einem amputierten Eiballen zu beobachten und zwar einige Male bis zum Nauplius-stadium.

Für den Gang der Entwicklung kann also das Umhertragen der Eiballen nicht von Bedeutung sein. So haben wir hierin wohl nur eine Schutzeinrichtung zu sehen: Das Muttertier kann sich und damit auch die Eiballen eventuellen Verfolgungen entziehen, während die auf dem Boden liegenden Eier allen Angriffen schutzlos preisgegeben sind. Hierher gehört auch wohl das Befallenwerden von Bakterien, was bei den auf schlammigem Boden ruhenden Eiern bedeutend erleichtert wird gegenüber bewegten Eiern. Da bei unseren Versuchen diese Feinde fern gehalten wurden, war die Bedingung für die normale Entwicklung der amputierten Eiballen erfüllt. Zieht man nun noch in Betracht, dass die sofort abgelegten Eier von Heterocope mit besonderen Gallert- oder erhärteten Plasmahüllen umgeben sind (Matscheck), wodurch wahrscheinlich ein Eindringen von Bakterien sehr erschwert wird, so gewinnt die Annahme, dass wir es in dem Umhertragen der Eiballen nur mit einer spezifischen Schutzeinrichtung zu tun haben, noch mehr an Wahrscheinlichkeit.

Alles in allem glaube ich sicher zu sein, dass beim Amputieren eines Eiballens weder die Eier des letzteren noch die des zurückbleibenden durch die Amputation eine Veränderung erfahren, dass vielmehr amputierte Eiballen sich, falls nicht besondere Verhältnisse vorliegen, normal weiter entwickeln können und die von Schiller beschriebenen Abnormitäten nicht auf die Amputation selber, sondern auf zufällige Insulte während der Operation zurückzuführen sind.

II. Cytologische Ergebnisse.

1. Befunde an normal behandelten Tieren.

Es sollen nun zuerst Befunde beschrieben werden, die ausser bei Wärmetieren auch bei normalen oft in gleichem Prozentsatz vorkamen. Sie waren teilweise sicher pathologisch, andere von fraglicher Natur, alle aber nicht der Wärme zuzuschreiben.

So konnte ich einige Befunde machen, die vielleicht gar nichts Abnormes vorstellten, sondern wahrscheinlich der normalen Entwicklung der Cyclopseier angehörten, jedoch ihrer kurzen Dauer wegen noch nicht beobachtet worden sind. Bei mehreren Exem-

plaren konnte ich im Stadium der biserialen Anordnung[1]) der Chromosomen in den Ovidukteiern in der Seitenansicht einen deutlichen, relativ breiten, hellen Streifen erkennen, dem die quergekerbten Chromosomen dicht auflagen und zwar immer paarweise einander gegenüber (Tafelfig. 1, Textfig. 1). Dieser Streifen hob sich scharf gegen das übrige körnige Plasma ab durch seine homogene, manchmal auch fein in der Längsrichtung gefaserte Struktur und vor allem durch seine sehr distinkten Begrenzungslinien. An den Stellen, wo die Chromosomen anlagen, zeigte dieser Streifen häufig eine Anschwellung. Ob wir es hier nun mit einem Strang, der die Tetraden miteinander verbindet oder mit einer kontinuierlichen Platte, der die Chromosomenpartner auf den entgegengesetzten Flächen aufliegen, zu tun haben, kann ich nicht entscheiden, da ich diese Bilder nur in der Seitenansicht so deutlich zu Gesicht bekommen habe. Wahrscheinlich stehen diese Gebilde in genetischem Zusammenhange mit der von Haecker (1895a) beschriebenen Platte bei den späteren Stadien der ersten Reifungsteilung, die auch ich häufig beobachten konnte. Ich glaube nicht, dass es sich hier um ein Kunstprodukt handelt, sondern eher gerade um eine gut geglückte Konservierung, da das übrige Plasma, der Dotter und die meist sehr deutlich quergekerbten Chromosomen einen guten Eindruck machten. Das seltene Auftreten dieser Gebilde deutet vielleicht darauf hin, dass sie normalerweise erst kurze Zeit vor dem Austreten der Eier entstehen, besonders da, wie schon bemerkt, bei den Reifungsteilungen entsprechende Bildungen beobachtet worden sind.

Dann konnte ich bei mehreren Tieren, dann aber fast in jedem Ei, im Stadium der biserialen Anordnung sehr gut ausgebildete Sphären beobachten, ähnlich wie sie schon Haecker in seiner ersten Mitteilung für Cyclops strenuus dargestellt hat[2]) (Tafelfig. 1, Textfig. 1). Am deutlichsten traten sie bei zwei Cyclops viridis auf, jedoch auch bei einem Cyclops strenuus und

[1]) Diese Bezeichnung ist von Haecker (1895b) für die in den Ovidukteiern von Cyclops unmittelbar vor ihrer Ablage auftretende relativ lange Zeit bestehende Anaphase der ersten Reifungsteilung eingeführt. Sie ist charakterisiert dadurch, dass die stäbchenförmigen Chromosomen der beiden Tochtergruppen in zwei parallelen Ebenen angeordnet sind, derart, dass je zwei zusammengehörige (primäre) Tochterchromosomen einander genau gegenüber liegen.

[2]) Zool. Anz., 1890 („Stad. D").

einem Cyclops albidus waren ähnliche Gebilde zu finden. Sie besassen eine unregelmässige Gestalt und zeigten ein viel grobkörnigeres Protoplasma als dasjenige, welches die Insel bildete, in der die Chromosomen lagen. Von irgend einer Strahlung oder von Spindelfasern war nichts zu sehen. In den Fällen, wo diese Sphären auftraten, war auch meist der oben beschriebene Streifen zu finden.

In diesen Sphären und ihrem Verschwinden haben wir möglicherweise ein Analogon zu den Befunden Selenkas bei Thysanozoon Diesingii. Er beschreibt auch vor der ersten Reifungsteilung eine deutliche Metaphase mit den beiden Tochterplatten und Sphären, dies bildet sich jedoch alles wieder zurück bis zum ruhenden Kern und erst beim Austreten aus dem Mutterleibe werden die Richtungskörper gebildet. Da nun bei Cyclops während der Reifungsteilung nur Spuren von Sphären beobachtet worden sind (Haecker, 1895a), und sie in den Ovidukteiern so selten gefunden worden sind, so glaube ich, dass auch sie nur kurze Zeit bestehen und wieder zurückgebildet werden; nur geht die Rückbildung nicht so weit bis zum ruhenden Kern, sondern die Tochterplatten werden sogleich zur Richtungskörperbildung benutzt.

Ausser diesen höchst wahrscheinlich der normalen Entwicklung angehörigen Bildungen fanden sich aber auch verschiedene Abnormitäten bei Tieren, die unter natürlichen Bedingungen gehalten worden waren. Diese Abweichungen kamen nun allerdings ebenfalls bei Wärmetieren vor, jedoch eben ihr Auftreten bei Normalen und der geringe Prozentsatz der Fälle bei Wärmetieren zeigen deutlich, dass wir es hier mit keiner Wärmewirkung zu tun haben.

So konnte ich häufig in den ersten Furchungsstadien Synkaryen beobachten, und zwar fanden sich unter 167 Wärmetieren bei 20 diese Bildungen, unter 159 in normaler Temperatur gehaltenen Tieren bei 14, also rund 12 % und 9 %. Diese Zahlen würden noch bedeutend kleiner sein, wenn ich nicht die Zahl der Tiere, bei denen Synkaryen überhaupt vorkamen, verglichen hätte, sondern die Zahl der einzelnen Eier, da in dem Gelege eines Tieres durchschnittlich nur ein bis zwei Synkaryeneier auftraten, während die Zahl der Eier eines Cyclopsweibchens wesentlich höher ist.[1])

Diese Synkaryen zeigten sehr verschiedene Stadien und Strukturverhältnisse: sehr grosse ruhende Kerne, ferner das Prophasestadium, häufig auch multipolare, aber stets sehr unregel-

[1]) Von Haecker wurden in einem Fall bei Cyclops viridis in beiden Eiballen zusammen 48 Eier gezählt.

mässige Mitosen (Textfig. 2). Meist waren alle Kerne eines Eies an der Synkaryenbildung beteiligt; bei einigen Eiern habe ich aber neben Zellen mit normalen Kernen ganz bedeutend grössere mit entsprechend grossem Kern gefunden, so dass also hier anscheinend nur einige Blastomeren an der Synkaryenbildung Anteil hatten; dem würde Textfig. 3 entsprechen, wo neben den normalen Zellen eine sehr grosse liegt mit einer mehrpoligen Teilungsfigur. Zufälligerweise ist hier gerade die durch ihre Ektosomen gekennzeichnete Keimbahnzelle mit beteiligt.

Man konnte dann auch alle Stufen des Zerfalls sowohl der Synkaryen, als auch des ganzen Eies verfolgen. Dies wird wohl das Schicksal aller Synkaryeneier sein, wenn nicht zufälligerweise bei der multipolaren Mitose die normale Chromosomenverteilung wieder hergestellt wurde (Boveri, 1907), worauf dann noch normale Kernbildung und Zellteilung eintreten musste, ein wohl nicht sehr häufiges Zusammentreffen glücklicher Zufälle.

Was nun die Entstehungsursache anbelangt, so vermute ich, wie ich schon oben erwähnte, dass es sich hier um mechanische Reize handelt. Hierfür spricht auch, dass die wenigen Eier eines Eiballens, die diese Abnormitäten zeigten, meist dicht benachbart waren, der Reiz also nur ganz lokal gewirkt hatte, wie dies ja bei mechanischen Insulten der Fall ist.

Auch die von Haecker (1894), Schiller und Amma bei Cyclops beobachteten, der Diminution ähnlichen Erscheinungen habe ich einigemal gefunden, sowohl bei Cyclops viridis, als auch bei Cyclops strenuus. Textfig. 4 zeigt einen Fall von „Diminution“ in der Telophase, in Textfig. 5 liegen die abgestossenen Chromosomenbrocken unregelmässig in der Zelle umher, während die Kerne sich im Ruhestadium befinden. Schiller vermutet, dass die Diminution eine Folge der Wärmewirkung sei, dies hat sich aber bei meinen Versuchen nicht bestätigen lassen: die Erscheinung fand sich sowohl bei normalen, als auch bei Wärmetieren, und zwar auch bei diesen sehr selten.

Hierher gehört vielleicht auch das Auftreten „nachhinkender“ Chromosomen oder Chromosomenbruchstücken, was ebenfalls sowohl bei normalen, als auch bei beeinflussten Tieren vorkam (Textfig. 6 und 7).

Von Interesse dürfte noch sein, dass bei einem Individuum von Cyclops viridis in vielen (vielleicht in allen) Ovidukteiern

Fig. 1.

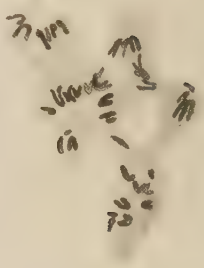

Fig. 2.

Fig. 3.

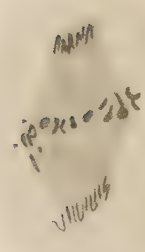

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

ein sehr grosses „accessorisches" Chromosom sich fand (Textfig. 1): während die sechs normalen Tetraden mit ihrer Längsseite dem Streifen auflagen, „hing" das „accessorische" Chromosom mit seinem schmalen Ende daran und hatte keinen Partner. Zwei Mikrochromosomen sind schon von Haecker bei Cyclops viridis beschrieben worden, konnten aber von Braun bei seinen Untersuchungen nicht wieder gefunden werden; und auch ich habe dieses Heterochromosom nur bei diesem einen Tier finden können.

Schliesslich soll hier noch eine pathologische Erscheinung kurz besprochen werden, die epidemisch auftrat und meist die Eiballen sämtlicher Tiere befiel. Es konnte schon makroskopisch ein weisses Aussehen der Eiballen wahrgenommen werden, und die Schnitte zeigten dann, dass sich die Eier in gänzlichem Zerfall befanden: die Zellgrenzen und die Kernmembranen waren aufgelöst, das Chromatin lag unregelmässig umher, oft zu Klumpen zusammengeballt, so dass es den Eindruck eines Synkaryons erweckte, der Dotter zeigte eine ganz homogene Struktur, von einzelnen Körnchen war kaum noch etwas zu sehen. Worin diese Krankheit bestand, weiss ich nicht, sie schien sich auf die Tiere selbst nicht zu erstrecken. Selbstverständlich wurden diese Zuchten vernichtet.

2. Der Einfluss der Wärme auf:

a) die Teilungsgeschwindigkeit und den Furchungsrhythmus.

Um, wie schon erwähnt, möglichst äquivalente Eier vergleichen zu können, hielt ich den einen Eiballen in normaler, den anderen desselben Tieres bei erhöhter Temperatur. Leider war es mir aber nicht möglich, bei gleichzeitiger Konservierung der beiden Eiballen einen Vergleich anzustellen, da die Temperatur eine Veränderung der Teilungsgeschwindigkeit hervorgerufen hatte, so dass sich die beiden Eiballen in verschiedenen Stadien befanden. Dies setzte mich aber dafür instand, die Einwirkung der Temperatur auf die Teilungsgeschwindigkeit zu studieren. Es zeigte sich, dass bei einer Temperaturerhöhung bis ungefähr 34° die Geschwindigkeit vergrössert wurde. Eine weitere Temperaturerhöhung, bei der sich dann meist schon stark schädigende Wirkungen zeigten, hatte aber eine Verminderung der Teilungsgeschwindigkeit im Gefolge. Wo das Optimum liegt, kann ich

mit Bestimmtheit nicht angeben, da die nur nebenbei ausgeführten Versuche an 20 Tieren nicht genügen, um eine genaue Kurve aufzustellen.

War so die Furchungsgeschwindigkeit durch die Wärme veränderbar, so zeigte sich, dass der Furchungsrhythmus in normalen Grenzen blieb. Es war von Haecker (1897) und später von Amma gezeigt worden, dass die Keimbahnzelle, die ja schon von Beginn der ersten Furchungsteilung durch die Ektosomen charakterisiert ist, stets eine Verzögerung im Teilungsrhythmus gegenüber den somatischen Zellen aufwies. Diese Verzögerung war, wie ich dies oft beobachten konnte, durch die Temperaturerhöhung nicht verändert worden.

b) Die Ovidukteier.

Bei der Beschreibung der gefundenen Abnormitäten soll nach Möglichkeit eine chronologische Reihenfolge innegehalten werden, also mit den Ovidukteiern beginnend über die Reifungsteilungen bis zur Blastula; auf höhere Stadien habe ich meine Untersuchungen aus den schon oben angegebenen Gründen nicht ausgedehnt.

Die in den Ovidukteiern gemachten Befunde habe ich, wie bereits erwähnt, einigen Tieren, besonders der Art Cyclops albidus, zu verdanken, die noch eine Temperatur von 27—30° aushielten. Die Beobachtungen erstrecken sich ausschliesslich auf das Stadium der „biserialen Anordnung".

Mehrere Male traten pathologische Zerfallserscheinungen auf: die Anordnung der Chromosomen wurde unregelmässig (Textfig. 8), sie flossen zusammen, so dass sie wie Nukleolen in der Plasmainsel lagen (Textfig. 10 und 11). Textfig. 9 zeigt eine perlschnurartige Aneinanderreihung zusammengeflossener, bläschen- oder klumpenförmiger Chromosomen, was wahrscheinlich noch die biseriale Anordnung verrät, es war mir auch möglich, elf solcher verklumpter Chromosomen zu zählen, das ist die für Cyclops strenuus charakteristische Tetradenzahl. Mit dem Zerfall der Chromosomen ging auch eine Zerklüftung der ganzen Eier Hand in Hand (Textfig. 10 und 11). Es traten Einkerbungen am Rande der Eier auf, wodurch immer mehr Brocken vom Ei abgeschnürt wurden, bis schliesslich ihr gänzlicher Zerfall eintrat. So konnten häufig ganze Ovidukte mit derartigen Eitrümmern angefüllt gefunden werden. Der Dotter machte hier aber stets einen normalen Eindruck.

Fig. 8.

Fig. 9.

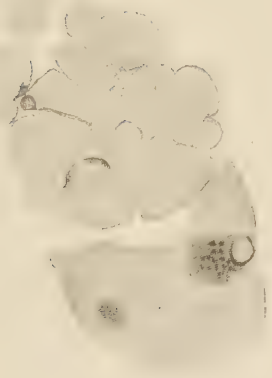

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Diese Anomalien führten offenbar dazu, dass eine weitere Entwicklung der Eier ausgeschlossen war, dagegen habe ich zwei Arten der Beeinflussung zu beschreiben, die für die späteren Stadien der Eier noch von Bedeutung sein sollten.

Während bei normalen Eiern die Chromosomeninsel im Stadium der biserialen Anordnung im Zentrum des Eies lag, konnte ich bei Wärmetieren häufig finden, dass sie schon in den Ovidukteiern an die Peripherie des Eies herangetreten war und zwar so, dass die Trennungsebene der beiden Chromosomenplatten radial, und die eventuell auftretende Spindel demnach tangential gestellt war, wie dies Textfig. 12 zeigt. Diese Abweichung ist vielleicht auf einen Entmischungsvorgang durch die Wärme zurückzuführen, wodurch die Spindel an dem Ort der geringsten Oberflächenspannung getrieben wird; es spräche dies für einen flüssigen Zustand oder dessen Erzeugung. Hier ist noch auffällig ein bläschenförmiges Gebilde von homogenem, dem Plasma des oben beschriebenen Streifens ähnlichem Inhalt, es liegt in der Verlängerung des Streifens und zwar dicht am Rande des Eies, wodurch dieser sogar etwas ausgebuchtet wurde. Derartige Gebilde konnte ich im Falle der abnormen Stellung der biserialen Anordnung öfters beobachten, wie dies auch Textfig. 10 zeigt und zwar hier in Polansicht. Wie man sich die Entstehung dieser Bläschen zu denken hat, ist mir unklar, vielleicht sind es künstliche, durch die Konservierung hervorgerufene Ausflüsse des „Streifens", was durch die Lage zu ihm und die übereinstimmende Plasmastruktur beider sehr wahrscheinlich gemacht wird.

Eine andere, viel bedeutsamere und verhältnismässig häufig auftretende Abweichung zeigen die Chromosomenpaare der frühen Anaphase. Sie lagen dann nicht wie in normalen Fällen in zwei Ebenen innerhalb einer gemeinsamen Plasmainsel, sondern versprengt im Ei umher, jedoch blieben stets die beiden Chromosomenpartner zusammen und behielten ihre parallele Stellung bei. Die Zahl der Chromosomen war unverändert geblieben, man konnte infolgedessen die normale Zahl der Paare trotz ihrer Versprengung im Ei durch Rekonstruktion feststellen. Da es sich meist um Cyclops albidus handelte, fanden sich sieben Chromosomenpaare. Manchmal war nur ein Paar von den übrigen, die noch normal zusammenlagen, getrennt (Textfig. 13). Häufiger zeigte sich aber eine weitergehende Versprengung der Tetraden (Tafelfig. 2, Text-

figuren 14 und 15), wobei es oft erschien, als ob je zwei Paare die Neigung hatten, zusammenzuliegen (Textfig. 15). Jedes Paar war stets von einer dunkel färbbaren Plasmainsel umgeben, auffälliger waren aber noch die Bilder (Tafelfig. 2), in welchen die Chromosomenpaare zunächst von einer wohlkonturierten Zone körnigen Plasmas und ausserhalb dieser von einer grösseren Plasmainsel umgeben war.

Nun befinden sich die Ovidukteier normalerweise entweder im Stadium der biserialen Anordnung oder des Keimbläschens. Das Übergangsstadium dauert, wie dies auch von Matscheck angegeben wird, nur kurze Zeit. Es war also wohl möglich, dass sich die beschriebenen Eier bereits im Stadium der biserialen Anordnung befanden, als sie in die Wärme übergeführt wurden; die Chromosomenversprengung hätte dann also erst in diesem Stadium einsetzen können, und man würde vielleicht daran denken können, dass die innere konturierte, die Chromosomenpaare umgebende Plasmazone als anachronistische, schon in der frühen Anaphase der ersten Reifungsteilung auftretende Idiomerenbildung anzusehen ist.

Zum ersten Male wäre damit gezeigt, dass Idiomerenbildung, das heisst doch, die Bedingung für Kernbildung aus Chromosomen, in mittleren Teilungsphasen vorkommen kann. Dies kann sehr wichtig werden bei der Beurteilung des physiologischen Vorgangs der Mitose.

Die Annahme, dass in diesem Stadium eine Trennung der Chromosomenpaare erfolgen könnte, macht ja insofern keine Schwierigkeit, als ein allen Chromosomen übergeordnetes, richtendes Zentrum meist fehlt. Schiller konnte sogar nachweisen, dass bei Behandlung der Ovidukteier mit Äther jedes Chromosomenpaar für sich in einer kleinen Spindel lag, es waren dann ebenso viele parallel zueinander gelagerte Einzelspindeln wie Chromosomenpaare vorhanden. Man könnte sich dann leicht vorstellen, dass nun die so in dieser Weise selbständigen Teilspindeln etwa durch Abstossung oder dergleichen eine Versprengung der Chromosomenpaare herbeiführen könnten.

Eine andere Entstehungsmöglichkeit für diese Abweichungen wäre vielleicht darin zu sehen, dass bereits das Keimbläschen durch die Wärmewirkung zerklüftet worden war, und dann aus den Teilbläschen auch die getrennten Chromosomengruppen

entstanden sind. Zugunsten dieser Ansicht könnte ein Befund herangezogen werden, der an einer grossen Anzahl von Eiern, allerdings aber nur bei einem Tiere, gemacht wurde, das ausserdem noch sehr wechselnden Einflüssen ausgesetzt worden war: es handelte sich um einen Cyclops strenuus, der 5 Tage lang in einer Temperatur von 27°, dann aber 2 Tage normal (damals ungefähr 0°) gehalten worden war. Hier war in vielen Eiern nicht ein einheitliches Keimbläschen vorhanden, sondern viele Einzelbläschen (Textfig. 16—18), die aber ganz den Charakter des Keimbläschens trugen: deutliche Kernmembran, ein schwachfärbbares, homogenes Karyosoma, sehr dunkel gefärbte grosse Nukleoli und die diesen anliegenden Chromosomenpaare (Textfig. 17 und 18). Leider war es mir nicht möglich, die Zahl der Teilbläschen festzustellen, manchmal erschien es aber, als ob die der reduzierten Chromosomenzahl entsprechende Anzahl der Bläschen vorhanden war, dann zeigte jedes Teilbläschen einen Nukleolus mit nur einem Chromosomenpaar; dies würde der vollkommenen Chromosomenversprengung in Textfig. 15 entsprechen. Solche Keimbläschen „I. Ordnung", wie man im Anschluss an die Reutersche Bezeichnung „Idiomeren I. Ordnung" sagen könnte, zeigt Textfig. 18; nur bei zwei Bläschen sind die Nukleolen und die Chromosomenpaare zu sehen, während sie in den anderen Bläschen in diesem Schnitt nicht getroffen worden sind. War die Zerklüftung nicht so weit gegangen, so hatten wir Bläschen „höherer Ordnung" (Textfig. 17). Hier zeigt sich aber auch die Neigung zur Trennung darin, dass der sonst fast stets nur in der Einzahl vorhandene Nukleolus durch mehrere kleinere ersetzt ist, denen dann die (auf diesem Schnitt quergetroffenen) Chromosomenpaare zugeordnet sind. Der Textfig. 13 würde dann die Textfig. 17 entsprechen; hier liegt in beiden ein Bläschen höherer Ordnung neben einem solchen erster.

c) Die Reifungsteilungen und Kopulationsstadien.

Auch in diesen Stadien haben wir die meisten Ergebnisse dem verhältnismässig widerstandsfähigeren Cyclops albidus zu verdanken. Auffällig war, dass bei einem im Winter gemachten Versuche mit Cyclops strenuus bei einer Temperatur von 22—30° gar keine Eiablage erfolgte, obgleich die Tiere 8 Tage lang stark gefüllte Ovidukte aufwiesen. Ich habe nachher mehrere

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

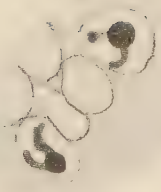

Fig. 18.

dieser Tiere konserviert, die Eier befanden sich sämtlich im normalen Keimbläschenstadium. Der Ovidukt war häufig ganz prall gefüllt. Später habe ich diese Erscheinung nicht mehr beobachtet. Die Befruchtung verlief stets normal; ich habe immer einen und nur einen Spermakern in den Eiern finden können, selbst bei einem Tiere, bei dem eine sehr grosse Anzahl überzähliger Spermatozoen im Eiballen verstreut lagen.

Unter normalen Verhältnissen wandert die biseriale Anordnung gleich nach der Befruchtung sehr rasch nach der Peripherie des Eies zur Bildung des ersten Richtungskörpers. Im Gegensatze hierzu konnte ich bei Wärmeversuchen verhältnismässig häufig die biseriale Anordnung bei befruchteten Eiern noch in der Mitte liegend finden, was darauf schliessen lässt, dass hier eine Verzögerung der Wanderung stattgefunden hatte. Dies ging soweit, dass es sogar bei einem Ei zur Ausbildung der Richtungskörperspindel mitten im Ei kam (Textfig. 19). Vorstadien dazu sind jedenfalls die bei demselben Tier gefundenen Bilder in Textfig. 20 und 21. In der ersten zeigt sich eine starke Auflockerung der Ditetraden (Matscheck), wodurch die von Matscheck näher charakterisierte Achtwertigkeit deutlich zum Ausdruck kommt. In Textfig. 21 entspricht je einer Tetrade ein Teilbläschen. (In diesem Schnitt sind allerdings nur vier getroffen.)

Es scheint hier, als ob die Wärme eine Verzögerung des normalen Geschehens bewirkte, während sie doch sonst stets einen beschleunigenden Einfluss hat. Dies sind jedoch nur relative Begriffe, denn man könnte hier ebensogut von einer Beschleunigung durch die Wärme reden, wenn man annimmt, dass vielleicht die Eiablage zu früh erfolgte, während die biseriale Anordnung noch nicht zur peripheren Wanderung bereit war. Das letzte Geschehen hätte demnach seinen normalen Zeitraum innegehalten, während nur die Ablage und Befruchtung infolge der beschleunigenden Wirkung der Wärme eher erfolgt war.

Ebenfalls auf eine Verschiebung zeitlichen Geschehens lassen sich die bei einem Cyclops viridis während der Reifungsteilungen gefundenen pluripolaren Mitosen zurückführen, von denen zwei vierpolige in Tafelfig. 3, Textfig. 22 gegeben sind. Ähnliches hat auch Schiller durch Behandlung mit Äther erzeugt. In Tafelfig. 3 sieht man deutlich zwei senkrecht zueinander orientierte Fasersysteme, auch in Textfig. 22 ist die Vierpoligkeit

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

deutlich zu sehen. Die Zahl der Chromosomen betrug hier 24, es war also offenbar die Abschnürung des ersten Richtungskörpers noch nicht erfolgt, als schon die Chromosomenteilung für den zweiten Richtungskörper einsetzte. Dies kommt wohl auch in der Vierpoligkeit der Mitose zum Ausdruck, ausserdem erinnert die V-förmige Gestalt der Chromosomen an die der Anaphase bei der zweiten Reifungsteilung. Hier hätte sich zuerst die radiale Spindel der ersten Reifungsteilung ausgebildet und darauf die tangentiale, der zweiten Reifungsteilung entsprechende. Dass die beiden Reifungsspindeln senkrecht zueinander orientiert sind, hat Boveri für Ascaris nachgewiesen und auch bei Cyclops spricht vieles dafür, dass eine solche Orientierung vorhanden ist. Sehr auffällig ist nun aber die Überkreuzung der Verbindungsfasern, wodurch es sehr wahrscheinlich gemacht wird, dass sie nicht bloss, der Ausdruck einer Strömungsrichtung sind, sondern einigermassen resistente Stränge. Zufällig ist wohl die gleiche Chromosomenverteilung in den beiden Figuren: an jedem linken Pol befinden sich 4, am rechten 2 und an den oberen und unteren ungefähr je 9 Chromosomen. Dies Zahlenverhältnis konnte aber nur bei diesen beiden vierpoligen Mitosen festgestellt werden, bei den anderen, viel unregelmässigeren Teilungen war dies nicht der Fall.

Das Schicksal dieser abnormen Reifungsteilungen habe ich mit Sicherheit nicht verfolgen können. Vielleicht lassen sich aber hiermit die Befunde in Einklang bringen, wo Eier neben dem Spermakern noch mehrere Kerne enthielten, die möglicherweise auf die multipolare Reifungsteilung zurückzuführen sind (Textfig. 23 und 24). Der Spermakern war oft an seiner Grösse und an der Sphäre erkenntlich, und zwar fand sich stets nur ein Kern von diesen Eigenschaften in einem Ei, wodurch die Annahme, hier eine Polyspermieerscheinung vor uns zu haben, sehr unwahrscheinlich gemacht wird. Diese Bilder lassen aber, wie wir später sehen werden, noch eine andere Deutung zu.

Da die biseriale Anordnung die Anaphase der ersten Reifungsteilung ist, war zu vermuten, dass sich zu den oben beschriebenen Abweichungen in jenen Stadien auch Entsprechendes bei den Reifungsteilungen selber finden müsste. Dies traf auch zu, und ich konnte sogar oft an einem Tier die einander entsprechenden Abweichungen sowohl in den Ovidukteiern, als auch bei den abgelegten beobachten. Hierher gehört vor allem die bereits be-

Fig. 23.

Fig. 24.

schriebene Chromosomenversprengung. Es war ja von vornherein schon sehr unwahrscheinlich, dass die Chromosomenpaare sich nach der Befruchtung wieder normal anordnen sollten. Es fanden sich daher ganz ähnliche Bilder bei abgelegten Eiern wie bei den bereits besprochenen Oviduktеiern (Textfig. 13—15).

Wie erfolgte nun aber in solchen Fällen die Richtungskörperbildung? Hier zeigte sich eine stark ausgeprägte Selbständigkeit der Chromosomen: trotz ihrer Trennung waren einige imstande, nach der Peripherie des Eies zu wandern und teilweise sogar die Bildung eines Richtungskörpers einzuleiten. So sehen wir in Textfig. 25, wie das eine Chromosomenpaar bereits am Rande des Eies liegt und jedes einzelne von einem besonderen Bläschen umgeben ist. Ein ähnliches Bild zeigt Textfig. 26, wo sich ein Teil der Chromosomenpaare zusammengefunden hat, nur eins liegt abseits; während nun noch einige Tetraden in der Anaphase verharren, ist bei dreien bereits die Telophase eingetreten: je ein Chromosom ist am Rande des Eies verblieben und hat nicht die Kraft gefunden, sich vom Ei abzuschnüren, das andere aber hat sich zum Idiomer umgebildet und wandert nun, obgleich es sich hier, so viel ich feststellen konnte, erst um die Bildung des ersten Richtungskörpers handelte, selbständig auf den Spermakern zu. Wichtig ist auch, dass die beiden dicht aneinander liegenden Idiomeren nicht miteinander verschmolzen sind, was bei normaler Bildung des weiblichen Vorkernes sehr rasch vor sich geht.

Die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers konnte ich in den abnormen Fällen der Chromosomenversprengung nicht wahrnehmen. Die nach dem Spermakern selbständig hinwandernden Idiomeren (Textfig. 26 und 27) waren also vermutlich „bivalent", insofern sie noch die anaphasischen Chromosomen der zweiten Reifungsteilung enthielten. Hierin wird man noch bestärkt, wenn man die Textfig. 28 und 29 betrachtet: die Idiomeren machen offenbar den Versuch zu einer zweiten Teilung, das Chromatin zieht sich an zwei gegenüber liegenden Polen des Idiomers zusammen, die Mitte wird heller, so dass schliesslich Bilder zustande kommen, die grosse Ähnlichkeit teils mit Amitosen, teils mit normalen Anaphasen auseinander weichender Chromosomen zeigen.

War nun aber die Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers normal vor sich gegangen, so zeigte sich in der Telophase

Fig. 25.

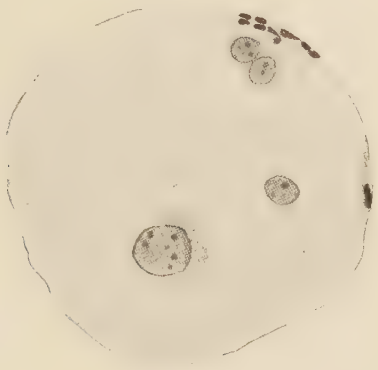

Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 30.

der zweiten Reifungsteilung aufs neue die Neigung der Idiomeren, selbständig zu bleiben. Während in normalen Fällen die Umwandlung der Chromosomen zu den Idiomeren und deren Zusammenfliessen gleich an der Eiperipherie und zwar so rasch vonstatten geht, dass dieser Vorgang in den Schnitten fast nie beobachtet werden konnte, zeigte sich bei Wärmetieren häufig, dass die Idiomeren entweder gar nicht oder nur teilweise zusammenflossen. Dies zeigt (Textfig. 30), wir sehen den abgeschnürten ersten Richtungskörper und den am Rande des Eies liegenden zweiten; die sieben Idiomeren (wir haben es hier mit Cyclops albidus, der 14 somatische Chromosomen hat, zu tun) sind vollkommen selbständig geblieben und wandern auch selbständig dem Eiinnern zu. Dabei beginnen sie zu wachsen und zwar sind die am weitesten ins Eiinnere vorgerückten auch am stärksten gewachsen.

Wenn es nun überhaupt nicht zur Bildung eines einheitlichen mütterlichen Vorkernes kommen sollte, so müssten wir Bilder erhalten, wo der Spermakern mit mehreren kleineren Kernen kopuliert. Inwieweit nun die tatsächlich vorhandenen, schon besprochenen Bilder dieser Art (Fig. 23, 24, 27, 29) hierher zu rechnen sind, kann ich aus Mangel an genügendem Material nicht entscheiden. Die Verhältnisse sind ja hier ausserordentlich verwickelt, denn dieselbe Wirkung, nämlich die Kopulation des Spermakernes mit mehreren Teilkernen, könnte auf drei verschiedene Ursachen zurückgeführt werden: 1. auf multipolare Reifungsteilung, 2. auf selbständig gebliebene Idiomeren von der ersten und 3. auf selbständig gebliebene Idiomeren von der zweiten Reifungsteilung. Ich selbst bin deshalb geneigt, speziell für die Fig. 27—29 nicht den Fall 3, sondern den Fall 2 anzunehmen, weil hier die Idiomeren ohne zu wachsen ins Eiinnere gewandert sind und hier einen Teilungsversuch machen, während sie im Fall 3 ein typisches Wachstumsstadium mit deutlicher Ausbildung der Nukleolen durchzumachen pflegen. Ist also die Deutung dieser Ergebnisse noch recht unsicher, so tritt doch bei all diesen Abnormitäten eins stets deutlich hervor: die Selbständigkeit der Chromosomen, die sich ausspricht in ihrer Neigung zur Versprengung, ihrem getrennten Wandern nach der Eiperipherie, in der eigenen Fähigkeit, die erste, vielleicht auch die zweite Reifungsteilung durchzumachen, sich dann in Idiomeren umzuwandeln und selbständig zur Kopulation

ins Eiinnere nach dem Spermakern hinzuwandern. Ich glaube, dass ein eingehenderes Studium gerade dieser Erscheinungen recht interessante Ausblicke gewähren würde.

Der Aufbau der beiden Vorkerne aus mehreren Teilbläschen ist für einige Plattwürmer als normal beschrieben worden, so von Halkin für Polystomum integerrimum und von v. Klinckowström für Prostheceraeus vittatus. Auch hier wird der idiomere Bau des weiblichen Vorkernes von den Chromosomen der ersten Reifungsteilung abgeleitet. Die Teilbläschen enthielten bei Prostheceraeus stets nur einen Nukleolus. „Nach der Anzahl und Grösse der Bläschen zu urteilen, scheint gewöhnlich eine Blase und ein Nukleolus auf jede Kernschleife zu kommen, manchmal scheinen doch aus einer Kernschleife zwei Bläschen mit entsprechend kleineren Nukleolen zu entstehen." Auffällig ist bei diesen beiden Tieren aber, dass der männliche Vorkern eine „unregelmässige blasige Gestalt" annimmt, die allerdings „sehr an die des weiblichen Vorkernes erinnert". Während hier das Bestehen des Vorkernes aus einzelnen Teilbläschen dem normalen Geschehen angehört, konnte Boveri bei Ascaris einen Fall beobachten, wo in der Telophase der zweiten Reifungsteilung die beiden Chromosomen so weit auseinander lagen, dass sie nicht zu einem einheitlichen Kern zusammenflossen, sondern jedes für sich ein Teilbläschen bildete.

Noch eine andere, schon bei den Ovidukteiern beschriebene Abnormität liess sich manchmal in den abgelegten Eiern wiederfinden, nämlich die radiale Einstellung der biserialen Anordnung an der Eiperipherie, bezw. die tangentiale Lage der Spindel. Hieraus lässt sich dann auch leicht die tangentiale Lage der Richtungskörperspindel ableiten, wie dies Textfig. 31 zeigt. Ob wir es hier aber mit einer spezifischen Wärmewirkung zu tun haben, ist noch zweifelhaft. Nach Haecker (1890) kann bei Cyclops dies auch in normalen Fällen vorkommen und Boveri (1887) beschreibt Ähnliches bei Ascaris, wo dann die Abschnürung des ersten Richtungskörpers überhaupt nicht stattfindet, wohl aber die des zweiten.

Schliesslich habe ich noch bei mehreren Tieren, und zwar bei einem in sämtlichen Eiern tripolare Mitosen gefunden, wie dies Textfig. 32 zeigt. Hier ist die Ektosomenerscheinung deutlich zu erkennen und zwar auch nur dem einen Pol zugeordnet.

Fig. 31.

Fig. 32.

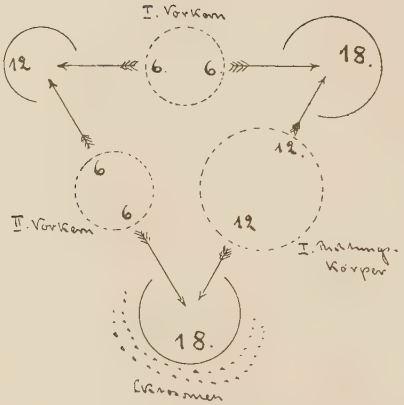

Fig. 33.

Fig. 34.

Bei einigen dieser Mitosen war es möglich, die Chromosomen zu zählen, ich fand 49, 51 und 51 Stück. Da es sich um Cyclops viridis handelte mit der Chromosomenzahl 12, so liegt es nahe, dass wir es hier mit dem Vierfachen von 12, also 48, zu tun haben: ganz genau liess sich die Zahl nicht feststellen, da immer drei Schnitte kombiniert werden mussten.

Das Zustandekommen dieser tripolaren Mitosen lässt sich auf verschiedene Ursachen zurückführen. Man könnte einfach annehmen, dass es sich um den Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium handelt, die Zellteilung ist ausgeblieben und zwei Sphären haben sich vereinigt, dann müssten aber gerade an diesem einen Pol bedeutend mehr Chromosomen liegen, wie an den beiden anderen. Dagegen fand ich, dass gerade an zwei Polen je eine relativ grössere Zahl lag als an dem dritten, nämlich 22, 18 und 11; 24, 18 und 7; 18, 18 und 13 (12?). Gerade das letzte Zahlenverhältnis brachte mich auf den Gedanken, dass wir es hier nicht mit dem Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium zu tun haben, sondern dass in diesem Falle an der ersten Furchungsteilung der aus den oben beschriebenen Ursachen (der tangentialen Lage der Spindel des ersten Richtungskörpers) im Ei gebliebene erste Richtungskörper sich beteiligte. Er enthält ja die normale Chromosomenzahl 12. Die beiden Vorkerne nur je 6, so dass also bei der Teilung jedes Kernes auch die Zahl 48 herauskommen würde. Betrachten wir nun die zuletzt angegebene Chromosomenverteilung 18 : 18 : 12, so lässt das beigegebene Schema (Textfig. 33) diesen Gedanken noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen: die 12 Chromosomen stammten dann von den 6 Tochter-Chromosomen der beiden Vorkerne ab und würden die normale Zahl repräsentieren. Die 18 Chromosomen der beiden anderen Pole wären dann auf die 6 übrigen Tochter-Chromosomen der Vorkerne und die 12 des ersten Richtungskörpers zurückzuführen. Eine weitere Stütze erfährt diese Annahme noch durch Befunde, wo drei Kerne im Ei kopulieren, wie dies Textfig. 34 zeigt. Der oben gelegene, noch einen deutlich idiomeren Bau zeigende Kern ist offenbar der weibliche, der links liegende der männliche Vorkern und der rechte der erste Richtungskörper, da er, wie die Rekonstruktion aus den folgenden Schnitten ergab, die beiden anderen bedeutend an Grösse übertraf. Diesen Befunden darf aber nicht allzuviel Bedeutung zugemessen werden, da, wie wir oben gesehen haben, das Kopulieren mehrerer Kerne im Ei schon mehrere verschiedene Ursachen haben konnte. Auch die eben beschriebene verführerische Anordnung der Chromosomen darf man nicht zu hoch bewerten; so gibt Boveri[1]) für multipolare Mitosen an, „dass zunächst jeder der vorhandenen Pole die Fähigkeit besitzt, mit jeder Seite eines Elementes eine Verbindung einzugehen“ . . . . . „Die Konstitution einer mehrpoligen Teilungsfigur ist also Sache des Zufalls.“

Die von Haecker (1895a) beschriebene Wiederaufnahme des zweiten Richtungskörpers konnte auch ich häufig beobachten.

[1]) Zellstudien, Bd. II, S. 183 und 184.

Bei einem Cyclops strenuus, der 2 Stunden lang in einer Temperatur von 26° gehalten worden war, fand ich, dass dieser sonst nur als ein kleines dunkel gefärbtes Klümpchen erscheinende Richtungskörper zu einem relativ grossen Bläschen angewachsen war und chromosomenähnliche Gebilde enthielt. Textfig. 35 zeigt ein Ei in der Telophase des II-Zellenstadiums, unten liegt der erste Richtungskörper ausserhalb des Eies; ein sehr grosses,

Fig. 35.

Fig. 36.

einen Spiremfaden enthaltendes Kernbläschen, welches zweifellos als zweiter Richtungskörper zu deuten ist, liegt dicht neben den Idiomeren der Telophase, von denen er aber deutlich unterschieden ist. Textfig. 36 zeigt einen ähnlichen Richtungskörper in stärkerer Vergrösserung. Vielleicht haben wir es hier mit einem durch die Wärme angeregten Versuch zur Teilung zu tun.

d) Die Furchungsstadien.

Während ich bei der Untersuchung der eben beschriebenen niederen Stadien der Eier mit zwei Schwierigkeiten zu kämpfen hatte: erstens mit der Rücksichtnahme auf das Überleben des Muttertieres und zweitens mit der grossen Empfindlichkeit der Eier selbst, fiel dies bei der Untersuchung der Furchungsstadien weg.

Da, wie oben gezeigt, das Muttertier von keinerlei Einfluss auf die abgelegten Eier ist, brauchte auch auf dieses keine Rücksicht mehr genommen zu werden. Die beiden Eiballen wurden dann einfach amputiert und in die Wärme übergeführt. Auch mit der anderen Schwierigkeit, der starken Empfindlichkeit der Eier, hatte ich nicht mehr zu kämpfen; zwar zerfielen noch manchmal Eier, die gerade im Stadium der Reifungsteilung übergeführt worden waren. In späteren Stadien zeigten sie sich jedoch bedeutend widerstandsfähiger; das ging so weit, dass im Gastrulastadium überhaupt keine Abnormitäten bei der angewandten Temperatur zu bemerken waren, was ja allerdings hier infolge der Kleinheit der Verhältnisse weniger gut zu kontrollieren war.

Die starke Empfindlichkeit der früheren Stadien ist offenbar auf eine geringere Fähigkeit der Selbstregulation zurückzuführen. Welches Organ wäre nun aber für diese Regulation verantwortlich zu machen? Eine stärkere Umhüllung, die vielleicht eine Isolierung gegen die Wärme bilden könnte, besitzt das Ei nicht in den höheren Furchungsstadien, der Dotter ist abgesehen von seinem allmählichen Verbrauch derselbe. So bleibt schliesslich nur noch übrig, den Kern als den Regulator anzusehen. Da ist es denn klar, dass in den niederen Stadien, wo nur ein Kern das grosse Gebiet des Eies beherrscht, eine Regulation viel schwieriger durchführbar ist als später, wo Hunderte von Kernen sich in dasselbe Gebiet teilen. Hierzu kommt noch, dass Abnormitäten bei der Mitose, wie z. B. unregelmässige Chromosomverteilung in den grossen Zellen der ersten Stadien, viel schwerer wieder in die richtigen Bahnen gelenkt werden können, als in den kleinen, wo die Sphären einen viel kleineren Wirkungskreis haben.

Den günstigen Verhältnissen der Furchungs-Stadien ist es nun zu verdanken, dass ich hier ein bedeutend grösseres Tatsachenmaterial zusammentragen konnte, als bezüglich der Ovidukteier und Reifungsstadien. Um so erfreulicher war es mir, dass die nun mit grösserer Sicherheit gewonnenen Ergebnisse das bestätigten, was ich als Hauptresultat der im ersten Teil gemachten Untersuchungen betonte: eine weitgehende Autonomie der einzelnen Chromosomen und der aus ihnen entstehenden Idiomeren.

Ehe ich nun auf die Beschreibung meiner Befunde eingehe, möchte ich erst noch kurz erörtern, wie man sich ungefähr die

Umbildung eines Chromosoms in ein Idiomer zu denken hat. Dies ist leider für Cyclops noch nicht genauer untersucht worden, und es lag eigentlich nicht im Rahmen meiner Arbeit, diese Frage zu diskutieren; da sie jedoch später für die Beurteilung gewisser Dinge sehr wichtig ist, sehe ich mich genötigt, ihr doch etwas näher zu treten. Auf intimere Feinheiten will ich aber nicht eingehen, da erstens meine Konservierungsmethode dafür vielleicht nicht die geeignete und die Schnitte zu dick waren; vielmehr will ich nur so viel zeigen, als zur Behandlung der späteren Fragen nötig ist. Das in Tafelfig. 4 gegebene Bild stammt zwar von einem Wärmetier, doch bei einem Vergleich mit dem Normalen habe ich keinen Unterschied in bezug auf diese Umbildungsvorgänge gefunden. Was mich bewogen hat, gerade dieses Bild zu geben, ist vor allem der Umstand, dass hier alle Übergänge vom Chromosom zum Idiomer zu beobachten sind. Das Bild zeigt uns unten rechts noch zwei typische hufeisenförmige Chromosomen (a) der Anaphase. Innerhalb dieser Hufeisen sammelt sich nun eine feine durchsichtige Substanz, die ich vorläufig als Enchylema bezeichnen will, an. Es wird also gewissermassen eine Scheibe gebildet, deren Rand von dem Chromosom begrenzt wird. Dies wird in dieser Figur durch einige Seitenansichten deutlich erkennbar (b). Über den mit dem Enchylema erfüllten Raum hin werden nun von den ihn umschliessenden Chromosomen feine Fortsätze ausgesendet, die einander schliesslich begegnen. Hierbei löst sich das vorher kompakte Chromatin in feine Körnchen auf, die sich dann allmählich über den grössten Teil der Oberfläche des inzwischen zum Bläschen gewordenen Idiomers ausbreiten. Der Verlauf dieser Umbildung ist ganz ähnlich dem von Bonnevie (1909) für die Furchungsteilungen von Nereis limbrata Ehlers beschriebenen. Ob wir es nun mit einer spiraligen Auflockerung des ursprünglichen Chromosoms, wie dies von anderen Autoren beschrieben wird, zu tun haben, kann ich bei der Dicke der Schnitte nicht entscheiden. Eins der Idiomeren (c) zeigt allerdings eine Andeutung eines Spiralfadens in Gestalt feiner Zacken. Wie dem auch sei, jedenfalls stellte sich der Vorgang im allgemeinen so dar, dass die Chromosomen und ihr Chromatin einen wahrscheinlich aus Enchylem bestehenden Substanztropfen von aussen umfassen oder umspinnen und diesen zum Idiomer ausbauen, indem sie

selber sehr schnell in feine Chromatinkörnchen zerfallen, die sich an der Oberfläche des Idiomers verteilen. Jedenfalls sprechen die Bilder dagegen, dass die Chromosomen in ihrer Umgegend ein bestimmtes Plasmagebiet abgliedern, und innerhalb dieses, sich schliesslich mit einer Membran umgebenden Bezirks noch längere Zeit bestehen bleiben.

Normalerweise fliessen nun diese Idiomeren verhältnismässig rasch zusammen, bis auf zwei Bläschen, die Gonomeren, die, wie Rückert und Haecker für die ersten Teilungen mit Sicherheit nachgewiesen haben, die Bestandteile der väterlichen und mütterlichen Kernanteile repräsentieren. Nach einiger Zeit vereinigen sich aber auch diese und nur zwei Nukleolen zeigen noch häufig die Abstammung des jetzt einheitlichen Kernes von zwei Hauptelementen an.

Bei den durch Wärme beeinflussten Eiern zeigte sich nun, dass die Idiomeren viel länger selbständig blieben, was soweit ging, dass sie überhaupt nicht zusammenflossen. Für das lange Selbständigbleiben spricht erstens, dass ich oft Eiballen fand, deren sämtliche Eier sich in dem Idiomerenstadium befanden. Bei normalen Tieren zeigte sich stets, dass die proximal liegenden Eier, die also etwas später abgelegt worden waren, infolgedessen auch etwas niedere Teilungsphasen wie die distal gelegenen aufwiesen. Infolgedessen findet man dann normalerweise neben den Idiomerenstadien auch die kurz vorausgehenden oder folgenden Phasen in einem Eiballen. Das ausschliessliche Auftreten der Idiomeren bei den Wärmetieren in sämtlichen Eiern ein und desselben Eiballens lässt also auf eine sehr lange Dauer dieses Stadiums schliessen. Einen zweiten Beweis liefert die Zählung der Tiere, bei denen die Idiomeren auftraten. Es ergab sich, dass bei höherer Temperatur ein viel grösserer Prozentsatz dieses Stadium aufwies, und zwar über 80 % gegenüber 20 % und weniger bei niederer Temperatur.

Dieses häufige Auftreten des Idiomerenstadiums könnte man sich vielleicht so erklären, dass durch die Wärme all die anderen Phasen der Mitose im Verhältnis zu dieser stark beschleunigt, bezw. das Idiomerenstadium stark verlängert würde. Danach könnte man annehmen, dass die Idiomeren sich sehr schnell zu einem Kern vereinigten, dass dann sehr schnell die Pro-, Meta- und Anaphase abläuft und die Kernsubstanzen in der nächsten

Teilungsperiode wieder längere Zeit im Telophasestadium verharren. Wir hätten hier also gewissermassen nur einen quantitativen Unterschied gegenüber dem Normalen. Nun finden sich aber interessante qualitative Unterschiede der Idiomeren, die als aufeinander folgende Phasen zu deuten sind, wodurch die oben versuchte Erklärung hinfällig wird. Die Idiomeren verbleiben nämlich nicht in dem anfänglichen, vorher beschriebenen Telophasestadium, sondern sie machen ein typisches Wachstums- und Prophasestadium durch, wie dies sonst nur der ganze Kern tut. Wir haben hier also nur ein Unterbleiben der Verschmelzung der Idiomeren, nicht aber eine Veränderung im Teilungsrhythmus der Mitose.

Diese Verhältnisse sollen nun an der Hand der beigegebenen Abbildungen näher erörtert werden. Wie schon gesagt, zeigt die Tafelfig. 4, obgleich sie von einem Wärmetier (Cyclops viridis) stammt, soweit ich es durch Vergleich erkennen konnte, einen normalen Verlauf der Umbildung der Chromosomen zu den Idiomeren. Nur fällt hier ein deutlicher Grössenunterschied der Idiomeren auf. Man könnte dies vielleicht auf einen „essentiellen" („physiologischen") Unterschied der Chromosomen und der daraus entstandenen Idiomeren zurückführen, jedoch glaube ich in diesem Falle nicht daran, da bei normalen Tieren bei den Copepoden bisher noch nie Grössenunterschiede der Chromosomen oder Idiomeren gefunden worden sind. Nun zeigt aber diese Figur wie gesagt alle Stadien der Umwandlung, also auch ganz verschiedene Altersstadien der Idiomeren. Es ist deutlich zu sehen, dass diejenigen Idiomeren, die von den noch nicht umgewandelten Kernschleifen räumlich am meisten entfernt liegen und besonders diejenigen, die am weitesten polwärts gewandert sind und demnach offenbar die ältesten Stadien darstellen, auch sichtlich grösser sind und zwar mit allen Übergängen: ein sicheres Zeichen dafür, dass ein allmähliches Wachstum der einzelnen, noch nicht verschmolzenen Idiomeren erfolgt ist. Betrachten wir nun weiter Textfig. 37, die eine Teilungsfigur ebenfalls von Cyclops viridis in Polansicht und zwar auch eine vollständige Trennung der Idiomeren zeigt: die dunkel umrandeten Teilkerne stellen die zwölf Idiomeren der einen Tochterplatte, die helleren diejenigen der anderen dar (letztere liegen nicht mehr alle in diesem Schnitt). Wir haben hier wie in Tafel-

figur 4 das beginnende II-Zellenstadium, es ist aber schon ein bedeutender Grössenunterschied der Idiomeren zu erkennen (die beiden Bilder sind natürlich mit derselben Vergrösserung und der Camera gezeichnet), vor allem fällt aber auf, dass sich in Textfig. 37 bereits deutliche Nukleolen ausbilden! Die Text-

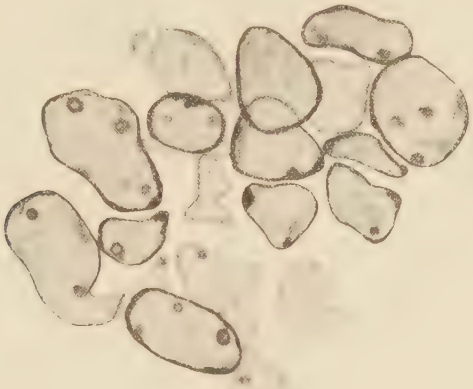

Fig. 37.

figuren 38 a—d stammen von dem gleichen Tier wie Textfig. 37: die Zellteilung ist vollendet, dennoch sind die Idiomeren, im Gegensatz zu normalen Tieren, noch nicht zusammengeflossen. Die Rekonstruktion ergab in jedem Blastomer zwölf Bläschen und zwar waren diese wiederum in zwei Haufen zu je sechs angeordnet, wodurch die Gonomerie deutlich zutage tritt. Noch deutlicher zeigt sich dies in Textfig. 39, hier haben die den beiden Gonomeren entsprechenden Idiomeren einen deutlichen Phasenunterschied, was sich durch die verschiedene Färbbarkeit kundgibt, ähnliche Bilder, wie sie Haecker (1895a, Fig. 59) zeigt. Die ausserordentliche Grösse zweier von ihnen ist wahrscheinlich auf ein teilweises Zusammenfliessen, nicht nur auf Wachstum zurückzuführen.[1]) Eine genaue Zählung liess sich hier nicht durchführen, da wir es in diesem Falle mit Cyclops strenuus (mit 22 Chromosomen) zu tun haben.

Ein teilweises Verschmelzen der Idiomeren zeigt sich bei den öfters gefundenen Lochkernen (Tafelfig. 5): hier haben

[1]) Es ist hier eine schwächere Vergrösserung als in Textfig. 37 angewandt.

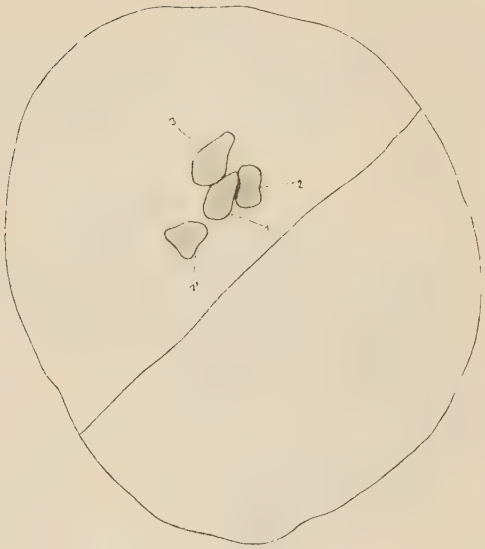

Fig. 38 a.

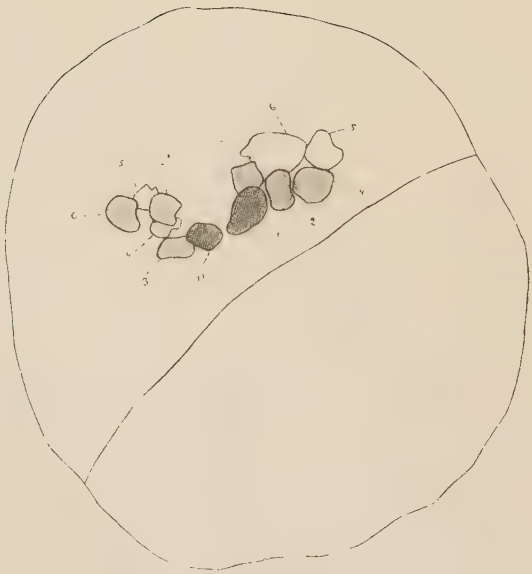

Fig. 38 b.

Fig. 38 c.

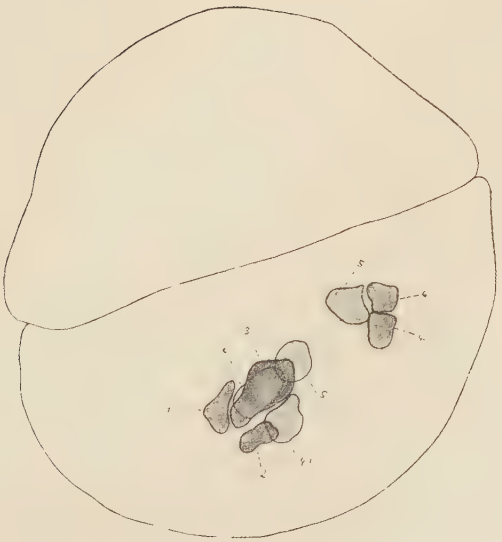

Fig. 38 d.

die erst kranzförmig benachbart liegenden Idiomeren die aneinander stossenden Wände abgeplattet, um an diesen Stellen dann mehr oder weniger innig zu verschmelzen. Der von ihnen umschlossene Raum bleibt aber frei und bildet somit ein regelrechtes Loch im Kern. Es war mir nicht möglich, sicher zu entscheiden, ob wir es hier nun mit einem Kranze oder einer Hohlkugel zu tun hatten.

Mit Beendigung des Wachstumsstadiums geben nun aber die Idiomeren ihre Selbständigkeit noch nicht auf, sondern sie machen häufig jedes für sich ein typisches Prophasestadium durch, wie dies die Tafelfig. 6—8, Textfig. 40 zeigen. Tafelfig. 6

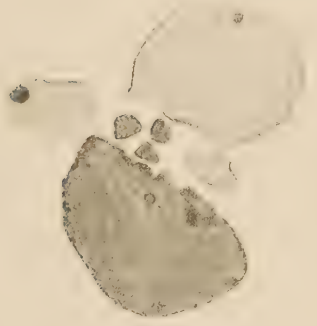

Fig. 39.

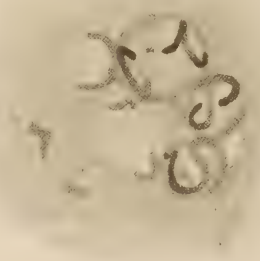

Fig. 40.

und 7 stammen aus zwei aufeinander folgenden Schnitten derselben Idiomerengruppe, obwohl sie einen geringen Phasenunterschied aufweisen, was vielleicht auf einer Verschiedenheit der gonomer zusammen gehörigen Gruppen beruht. In Tafelfigur 6 sieht man noch deutliche Nukleolen und die etwas feineren Chromosomen. In Tafelfig. 7 sind die Nukleolen mit Ausnahme eines Idiomers (links) verschwunden, und man sieht nur noch die starken Chromosomen in den deutlich voneinander abgegrenzten Idiomeren liegen. Hier liessen sich auch mit ziemlicher Sicherheit zwölf Idiomeren nachweisen. Leider war es nicht möglich, die Zahl der in einem Idiomer liegenden Chromosomen festzustellen, da diese immer sehr stark gewunden waren. Jedoch glaube ich, dass wir es hier in jedem einzelnen Idiomer mit einem kontinuierlichen Band zu tun haben. In Tafelfig. 8 haben sich die Idiomeren schon dicht aneinander gelegt, man kann jedoch ihre Grenzen noch deutlich erkennen.

Ich habe vor allem dies Bild gegeben, um den deutlichen Längsspalt der Chromosomen und die spiraligen Überkreuzungen der Spalthälften, wie sie besonders aus den Prophasen der ersten Reifungsteilungen bekannt sind, zu zeigen. Auch in Tafelfig. 8 ist besonders an dem rechten Chromosom des unteren Idiomers ein deutlicher Längsspalt zu erkennen.

In Tafelfig. 9 haben sich nun die Membranen der Idiomeren aufgelöst, ihre einzelnen Bereiche sind aber noch deutlich erkennbar. Während normalerweise bei der Auflösung der Kernmembranen die einzelnen Chromosomenschleifen dicht gedrängt aneinander liegen und dann zur Mittelplatte zusammentreten, wird dies für unsere abnormen Fälle sehr erschwert: die nicht zusammengeflossenen Idiomeren nehmen ein weit grösseres Gebiet ein als ein normaler einheitlicher Kern, infolgedessen kommen dann auch die aus ihnen entstehenden Chromosomen weiter auseinander zu liegen. Dadurch wird es aber offenbar den richtenden Zentren ausserordentlich erschwert, aus diesen verstreuten Chromosomen die für je einen Tochterkern bestimmten zusammenzuschliessen. Es kommt infolgedessen sehr häufig eine ganz abnorme Verteilung der Chromosomen zustande, wie dies die Tafelfig. 10 veranschaulicht. Diese Anomalien führen wahrscheinlich dazu, dass hier keine normale Kernbildung mehr stattfindet, wodurch dann die Eier dauernd geschädigt werden, während die vorher gefundenen Abweichungen vom Normalen noch nicht direkt einen ungünstigen Einfluss auf die Entwicklung haben.

Nun könnte man ja leicht beim Betrachten der Tafelfig. 6 bis 8 und Textfig. 40 auf den Gedanken kommen, dass man es hier nicht mit Idiomeren im Prophasestadium zu tun habe, sondern mit einer frühen Telophase, wo die Chromosomen gerade im Begriff wären, sich zu Idiomeren umzuwandeln, ähnlich wie dies Bilder von Vejdowsky zeigen. Jedoch sprechen mehrere Gründe dafür, dass dies nicht der Fall ist. So habe ich schon oben gezeigt, dass die Umwandlung der Chromosomen zu Idiomeren sowohl bei normalen als auch bei Wärmetieren nach einem ganz anderen Modus verläuft. Die hufeisenförmigen Chromosomen begrenzen ein feines durchsichtiges Plasma und lockern sich in feine Chromatinkörnchen auf, die dann dieses feine Plasma nach aussen hin umgeben. Von einem längeren Bestehenbleiben der Chromosomen innerhalb des Enchylems kann keine Rede sein.

Weiter hat sich gezeigt, dass die Idiomeren ein deutliches Wachstumsstadium durchmachen. Schon in Tafelfig. 4 haben wir gesehen, dass die älteren Idiomeren grösser sind als die jüngeren. Textfig. 37 zeigt sie in noch älteren Stadien mit deutlich ausgebildeten Nukleolen, und der Vergleich mit Tafelfig. 4 beweist, dass sie hier noch bedeutend weiter gewachsen sind. Betrachten wir nun die Tafelfig. 6 und 7, so zeigt sich, dass die Idiomeren mit ihren gut ausgebildeten Chromosomen eher noch grösser sind als die in Textfig. 37. Sie müssen also schon das Wachstumsstadium durchgemacht haben und können daher nicht der frühen Telophase angehören.

Ferner sieht man bei normalen Teilungen im Stadium der frühen Telophase, wo also die Chromosomen zu Idiomeren umgebildet werden, stets noch deutlich die Teilungsspindel und kaum eine Spur von Zellteilung. Bei unseren „prophasischen" Idiomeren dagegen ist die Zellteilung stets ganz deutlich durchgeführt, aber keine Spindel mehr zu erkennen, wieder ein Zeichen dafür, dass sich die Idiomeren in einem späteren Entwicklungsstadium befinden müssen. Dazu kommt noch, dass die Chromosomen, verglichen mit der normalen Telophase, ausserordentlich viel länger, verschlungen und schleifenförmig sind, während sie dort relativ kurz und hufeisenförmig waren.

In vielen Fällen, wo die Idiomeren nicht mehr völlig selbständig geblieben waren, war dafür recht deutlich die Gonomerie zu erkennen, selbst in höheren Blastulastadien, in denen sie bei normalen Tieren meist schon stark zurücktritt. Auch die Gonomeren machen dieselben Stadien wie die Idiomeren selbständig durch: sie wachsen unter Bildung von Nukleolen heran und treten in ein Prophasestadium ein, dies zeigt Textfig. 41, und auch in Textfig. 42 kann man trotz aufgelöster Kernmembranen noch die Zugehörigkeit der Chromosomenschleifen zu den einzelnen Gonomeren erkennen.

Was nun die direkte Ursache für das stark hervortretende Selbständigbleiben der Idiomeren anbelangt, so gibt es hierfür verschiedene Erklärungsmöglichkeiten. Man könnte annehmen, dass durch die Wärme die Tätigkeit der richtenden Zentren gelähmt würde, so dass sie ihre Fähigkeit verlören, die Idiomeren stark genug anzuziehen, infolgedessen würden diese weit auseinander zu liegen kommen und ein Zusammenfliessen wäre damit ausgeschlossen. Dagegen spricht aber, dass ich häufig ganz eng

aneinander geschmiegte Idiomeren fand, die trotzdem ihre Membranen nicht aufgelöst hatten.

Weiter könnte man annehmen, dass die Membranen der Idiomeren durch die Wärme derart verändert würden, dass sie ein Zusammenfliessen der Schwesteridiomeren unmöglich machten.

Auch könnte man sich die Kombination der beiden eben genannten Möglichkeiten vorstellen. Zu Anfang sind vielleicht die Membranen noch zum Zusammenfliessen fähig, die Idiomeren liegen da aber noch zu weit voneinander entfernt, wenn sie jedoch dann schliesslich zusammenkommen, hat sich die Membran so verfestigt, dass sie nun selbständig bleiben müssen.

Bei diesen Erklärungsmöglichkeiten würde gewissermassen die Wärme einen mechanischen Reiz ausüben. Ich glaube aber eher, dass es sich hier nur um eine zeitliche Verschiebung der Verhältnisse handelt. Wir haben ja schon gesehen, und es ist auch von anderer Seite für die Wärme vielfach gezeigt worden, dass sie beschleunigend auf die Teilungsgeschwindigkeit wirkt. Nun brauchte dies allerdings morphologisch gar nicht zum Ausdruck zu kommen, es könnte einfach jedes Stadium der Mitose etwas weniger Zeit brauchen. Wir sehen jedoch, dass in unserem Falle ein Stadium übersprungen wird, nämlich das des einheitlichen Kernes.

Ähnliche Befunde hat Conklin durch Temperaturwirkung auf die Eier von Crepidula gemacht: „indeed by sligh increase of temperature almost every chromosome may be caused to remain distinct from every other one, and to give rise to a separate chromosomal vesicule". Ob nun in diesen Teilbläschen wieder Chromosomen ausgebildet werden, gibt er nicht an. Ein solches weitgehendes Selbständigbleiben der Idiomeren wird aber von Reuter für die normale Entwicklung von Pediculopsis beschrieben. Hier wird von jedem Chromosom ein Idiomer ausgebildet, in dem das ursprüngliche Gebiet des Chromosoms, wenn auch nur noch schwach gefärbt, erkennbar ist. Aus diesen Gebilden entwickeln sich dann zwei Chromosomen für die nächste Teilung.

Auch für die ersten Furchungsstadien der Forelleneier wird ähnliches von Henneguy beschrieben: „Dans les grandes sphères de segmentation, dont les divisions se succèdent rapidement, la réédification des noyaux-filles est généralement incomplète. Les noyaux commencent déjà à entrer en division avant d'être revenus à l'état de repos. . . . . Le noyau est alors constitué par une

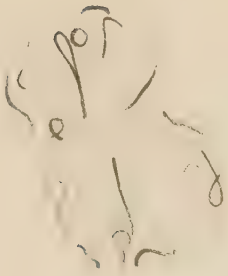

Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 43.

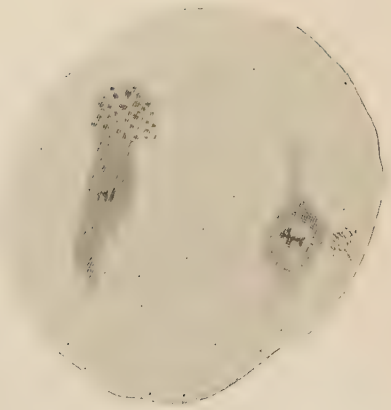

Fig. 44.

réunion de petits noyaux élémentaires, formés chacun par une vésicule contenant un ou deux chromosomes indépendants."

Rückert knüpft an diese Befunde, die er ebenfalls für eine Abkürzung des Vorgangs der Mitose ansieht, die Betrachtung an: „Es wäre nicht ohne Interesse, experimentell festzustellen, ob sich diese verschiedenen Stufen der Abkürzung des Teilungsverfahrens etwa künstlich hervorrufen lassen durch Beschleunigung der Entwicklung vermittelst Temperaturerhöhung des umgebenden Mediums." Diese Vermutung Rückerts hat durch meine Versuche ihre volle Bestätigung gefunden.

Neben den eben beschriebenen beinahe als Regel auftretenden Abnormitäten fand sich noch öfter das Ausbleiben der Zellteilung, und zwar schienen die Eier einzelner Tiere besonders dazu disponiert zu sein, denn wenn einmal diese Abweichungen auftraten, so fanden sie sich fast in jedem Ei. Textfig. 43 zeigt, wie in einem Ei nur zwei Zellen eine Grenze besitzen. Hier liegt der Gedanke nahe, dass wir es mit den Keimbahnzellen zu tun haben, die durch ihren langsameren Teilungsrhythmus eher befähigt sind, eine Zellgrenze auszubilden. Dass die Erscheinung der Ektosomen auch bei Ausbleiben der Zellteilung nur dem einen Pol zugeordnet ist, zeigt Textfig. 44.

3. Wirkung der Zurückversetzung in normale Temperatur.

Nur wenige Versuche wurden angestellt über die Einwirkung der Zurückversetzung der Eier aus der Wärme in normale Temperatur. Es zeigte sich dann stets, dass die Teilungsgeschwindigkeit, besonders wenn die neue Temperatur sehr niedrig war, sich stark verminderte. Infolgedessen konnten die durch die Wärme erzeugten Abweichungen noch längere Zeit beobachtet werden, sowohl die selbständigen Idiomeren, als auch die sich davon herleitende unregelmässige Verteilung der Chromosomen. Dies zeigt z. B. Textfig. 45 a, b. Es sind dies zwei aufeinander folgende Schnitte einer Zelle: grob schematisch könnte man die Anordnung der Chromosomen so deuten, als ob zwei Mitosen hintereinander gelegen wären, ähnlich wie bei der Reifung z. B. des Eies von Canthocamptus. Dies liesse sich auf die Gonomerenanordnung der Idiomeren, wie dies die Textfig. 38 zeigt, zurückführen, indem anzunehmen wäre, dass die beiden räumlich getrennten (je einer Gonomere entsprechenden) Idiomeren-

Fig. 45a.

Fig. 45b.

Fig. 46.

Fig. 48.

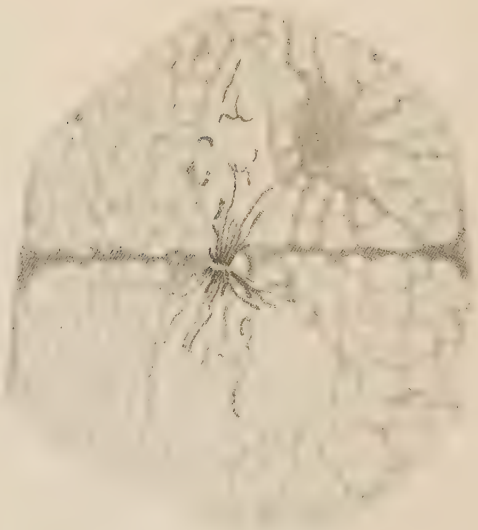

Fig. 47.

gruppen je eine dieser Teilungsfiguren bilden. Dabei bewegen sich nun aber die inneren Tochterplatten aufeinander zu, die äusseren voneinander weg. Freilich wäre da anzunehmen, dass bereits mehr als zwei Zentren (drei oder vier) vorhanden sind, dagegen spricht aber erstens, dass einzelne Chromosomenpaare quer zur Richtung der übrigen auseinanderweichen (Textfig. 45a) [x], und zweitens, dass in den höheren Furchungsstadien überhaupt keine Sphären mehr gefunden werden, sondern die Mitosen stets nur eine tonnenförmige, intranukleäre Spindel ohne jede Strahlung aufweisen, also anscheinend ein von Zentren unabhängiger Teilungsmodus vorliegt. In unserem Falle würde, wie sonst der ganze Kern, jedes Idiomer selbständig eine solche „intranukleäre" Einzelspindel ausbilden können, wodurch die beiden Tochterchromosomen zum selbständigen Auseinanderweichen veranlasst würden. Die Spindeln eines Haufens würden sich dann ungefähr parallel einstellen, so dass unser Bild zustande käme. Ich habe im übrigen derartige Bilder auch bei Wärmetieren öfter gefunden.

Bei zwei Tieren, die ebenfalls aus der erhöhten Temperatur in die normale zurückversetzt worden waren, traten in mehreren Eiern regelrechte intranukleäre Mitosen (Textfig. 46) auf, wie sie für die Protozoen beschrieben sind. Die Kernmembran war noch völlig intakt, während die fertig ausgebildeten Chromosomen sich bereits zu den Tochterplatten angeordnet hatten, nur eins ist in der Mitte zurückgeblieben. Eine Sphäre war nicht ausgebildet.

Noch einige auffallende Bilder möchte ich hier besprechen. Die Textfig. 47 und 48 stellen ein II-Zellenstadium von Cyclops strenuus dar, der 30 Minuten in 33° gehalten worden war. Nach dieser Zeit wurde der eine Eiballen konserviert, der andere in die normale Temperatur zurückgebracht und dann nach 24 Stunden bei $3^1/_2{}^0$ konserviert. Die Bilder stammen von Eiern des zweiten Eiballens. In Textfig. 47 liegt in der Mitte des Eies ein kernartiges Gebilde anscheinend im Prophasestadium. Ein Telophasestadium kann es nicht sein, da, wie schon oben erwähnt, die Umwandlung der Chromosomen ganz anders vor sich geht, und auch der Vergleich mit den anderen Eiern dieses Eiballens lässt dies unwahrscheinlich erscheinen. Dieses Gebilde zeigt in der Mitte eine Einschnürung, wo auch die Chromosomen stark zusammengedrängt sind. In der oberen Zelle sieht man rechts eine wohlausgebildete Sphäre, der im nächsten Schnitt eine ent-

sprechende (dem gleichen Blastomer zugehörige) Sphäre links oben gegenüberliegt. In der anderen Zelle liegen dagegen die Sphären bei dieser Orientierung des Schnittes nicht wie oben rechts und links, sondern oben und unten, so dass also die Verbindungslinien der entsprechenden Sphären senkrecht aufeinander stehen würden, während sie bei normaler Furchung einander parallel sind. Vielleicht spricht sich hier schon die dann später auch in normalen Fällen auftretende Tetraederstellung der ersten vier Blastomeren aus. Ein entsprechendes Bild zeigt Textfig. 48, aber in höherem Stadium, und zwar in der Anaphase, wie dies die obere Zelle deutlich zeigt. Auch hier kann man erkennen, dass die beiden Mitosen senkrecht zueinander orientiert sind: in der oberen Zelle ist die Teilungsspindel ungefähr längs getroffen, man sieht hier die beiden Chromosomengruppen wie gesagt in der Anaphase; in der unteren Zelle ist offenbar die Spindel quer getroffen, wie dies aus den quergeschnittenen Chromosomen ersichtlich ist. Da in jedem Blastomer die Anzahl der Chromosomen annähernd 44 betrug, so haben wir es hier nicht mit der ersten Furchungsteilung, sondern, wie ausserdem auch noch die vier Sphären verraten, mit dem Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium zu tun.

Wie ist nun diese Erscheinung zu erklären? Es sind vor allem drei Möglichkeiten vorhanden. Erstens könnte in der Zelle ein Synkaryon bestanden haben, das sich nun in der Prophase bezw. Anaphase zur Teilung in vier Kerne befindet. Die Zelle hätte sich dann früher geteilt als der Kern, und man müsste sich die Einschnürung der Kernfigur als eine Wirkung der gegen die Mitte fortschreitenden Zellfragmentierung entstanden denken, eine sehr gewagte Annahme, die die ganze Entstehungsmöglichkeit recht hinfällig erscheinen lässt. Zweitens könnten wir an eine noch nicht vollkommen durchgeschnürte Amitose denken, deren Tochterkerne sich nun aber auf eine mitotische Teilung vorbereiten. Hier ist aber wiederum schwer zu erklären, wie in dem eingeschnürten Teile so viele Chromosomen zusammen zu liegen kommen. Es ist doch sehr unwahrscheinlich, dass bei einer Amitose ein grosser Teil des Chromatins in dem Verbindungsstrang liegen bleiben sollte. So halte ich die dritte Erklärung für die wahrscheinlichste: Wir haben es hier mit einer typischen Haeckerschen Pseudoamitose zu tun, und zwar wäre an-

zunehmen, dass der durch die Pseudoamitose entstandene hantelförmige Kern bereits wieder in das Stadium der Prophase eingetreten ist. Nun ist der Verbindungsstrang der beiden Teilkerne nach Haecker auf die Erscheinung zurückzuführen, dass die auseinander weichenden Tochterchromosomen durch Verbindungsfäden noch im Zusammenhang bleiben, während sie bereits in das Stadium der Telophase und in die Bildung des Ruhekernes eintraten. Geht nun ein derartiger durch Pseudoamitose entstandener hantelförmiger Doppelkern in das Prophasestadium über, so würde vom Boden der Individualitätslehre der Chromosomen verständlich sein, wie gerade im Stiel der Hantel eine besondere Menge von Chromosomenanteilen zum Vorschein kommt.

Auch die anscheinend gleiche Zahl der Chromosomen in den beiden Kerngebieten liesse sich mit dieser Annahme besser als mit den beiden ersten vereinbaren.

Eine weitere Stütze erhält diese Annahme schliesslich noch dadurch, dass ich tatsächlich bei ähnlicher Behandlung eines Tieres typische Pseudoamitosen gefunden habe, bei welchen anscheinend sämtliche Tochterchromosomen noch durch Stiele zusammenhängen. Die Zellgrenze konnte ich in dieser Figur nur andeuten, da sie sehr schräg zur Schnittebene verlief (Textfig. 49).

Anhang.

Alkohol- und Cocainversuche.

Zum Schlusse will ich noch auf einige Befunde eingehen, die ich bei den bereits erwähnten Alkohol- und Cocainversuchen gemacht habe. Wie schon gesagt, fanden sich diese Abnormitäten nicht als Regel; sie sind jedoch interessant genug, um noch erörtert zu werden. Da treten vor allem oft die von Haecker beschriebenen Pseudoamitosen auf. Sie sind, wie gesagt, darauf zurückzuführen, dass bei einer sonst ziemlich normal verlaufenden Mitose die Tochterchromosomen relativ lange mit ihren Enden zusammenhängen bleiben, während die entgegengesetzten Enden sich schon zum Idiomer umwandeln. Dies wird z. B. durch Textfig. 50 veranschaulicht. Man sieht noch die Verbindungsbrücken der Chromosomen, die hier allerdings schon teilweise auseinander gerissen sind. Die Enden der Chromosomen haben sich bereits zu Idiomeren umgebildet, deren homogene Struktur mir allerdings nicht ganz normal erscheint. Das Bild

Fig. 49.

Fig. 50.

Fig. 51.

Fig. 52.

Fig. 53.

erinnert stark an das vom „nachhinkenden" Chromosom (Textfig. 7). Während wohl dieses Bild noch von jedem für eine typische Mitose gehalten werden wird, ist dies für Textfig. 51 nicht so klar, und man könnte, wenn man nicht alle Zwischenglieder sähe, sehr leicht in die Versuchung kommen, sie für eine wirkliche Amitose zu halten, da die Idiomeren, die man ja zwar noch gut unterscheiden kann, sehr dicht aneinander gelagert sind. Ein fortgeschritteneres Stadium solcher Pseudoamitosen zeigt Textfig. 52; hier befinden sich die beiden Tochterkerne bereits im Wachstumsstadium mit zahlreichen Nukleolen, sie hängen aber immer noch deutlich zusammen.

Sehr instruktiv ist noch Textfig. 53. Es handelt sich hier um die Kernteilung zum II-Zellenstadium. Bei normalen Tieren ist es ja schon lange bekannt, dass die väterlichen und mütterlichen Kernanteile in diesem Stadium vollkommen selbständig bleiben, und Haecker hat auch gezeigt, dass sich oft zwischen beiden eine deutliche Phasendifferenz erkennen lässt. Das wird in diesem, bei einem Cocainversuche entstandenen Bilde noch besonders klar; während von einem Kernanteil die Idiomeren ganz normal ausgebildet sind, hängen bei dem anderen die Chromosomen noch zusammen, nur ihre Enden beginnen sich zu Idiomeren umzuwandeln, ein ähnliches Bild wie Textfig. 50 und 51.

Zusammenfassung.

1. Bei der Behandlung der Cyclopseier mit erhöhter Temperatur kam nur die Temperatur selbst als ein den Teilungsmodus beeinflussender Faktor in Betracht: die Wirkung der durch die Temperaturerhöhung hervorgerufenen Änderungen des Gehalts an O_2, CO_2, N, H_2S, NH_3 und Salzen konnte als unwesentlich eliminiert werden.
2. Es zeigte sich, dass die vom Muttertier abgelösten Eiballen sich normal entwickelten.
3. Die Wirkung erhöhter Temperatur auf die Ovidukteier äusserte sich neben Zerfallserscheinungen und verfrühter dizentrischer Wanderung der Spindel vor allem darin, dass die Chromosomenpaare der biserialen Anordnung die Tendenz zeigten, sich voneinander zu trennen, jedes Paar für sich ein idiomerenähnliches Gebilde darstellend.
4. Bei den Reifungsteilungen behielten diese Gebilde ihre Selbständigkeit bei: sie wanderten einzeln nach der

Eiperipherie und waren teilweise sogar imstande, selbständig eine Reifungsteilung durchzuführen. Die Chromosomen des weiblichen Vorkernes bildeten keinen einheitlichen Kern, sondern die aus ihnen entstandenen Idiomeren blieben selbständig und wanderten so auf den Spermakern zu zur Kopulation. Ausserdem wurden einige Male multipolare Reifungsteilungen und tangentiale Richtungskörperspindeln gefunden.

Öfters konnten tripolare Mitosen im ungefurchten Ei beobachtet werden.

5. Auch in den Furchungsstadien zeigte sich die Neigung der Idiomeren, selbständig zu bleiben: das ging so weit, dass sie überhaupt nicht zusammenflossen, sondern jedes einzelne für sich ein typisches Wachstums- und Prophasestadium durchmachte mit wohlausgebildeten Nukleolen und deutlichen Chromosomen. Die darauf eintretende Anaphase war dann oft infolge des weiten Auseinanderliegens der Chromosomen mehr oder weniger unregelmässig. Ähnliche Verhältnisse zeigten auch die Gonomeren.
6. Bei Zurückversetzung der Eier in normale Temperatur zeigten sich manchmal typische Pseudoamitosen, die bei vielen Eiern eines Tieres immer noch durch ihren Verbindungsstrang zusammen blieben, obgleich sie sich schon auf die nächste Teilung vorbereiteten.
7. Bei einigen Alkohol- und Cocainversuchen wurden ähnliche Pseudoamitosen erzielt, wie sie Haecker und Schiller für Äther- und Chloroformbehandlung beschrieben haben.

Zum Schluss möchte ich Herrn Professor Dr. Haecker für die Überlassung des Themas und seine Hilfe, desgleichen Herrn Professor Dr. Brüel für die wertvollen Ratschläge zur kritischen Behandlung der Fragen meinen herzlichsten Dank aussprechen. Für die chemischen Untersuchungen haben Herr Professor Dr. Vorländer und Herr Professor Dr. Tubandt mir ihre Laboratorien bereitwilligst zur Verfügung gestellt und mich mit ihrem Rate unterstützt, auch ihnen sowie ihren Herren Assistenten Dr. Riedel und Hellthaler bin ich zu grossem Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Amma, K., 1911: Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellforsch., Bd. 6.

Braun, H., 1909: Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3.

Bonnevie, Ch., 1908: Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1.

—, 1909: Chromosomenstudien II. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2.

Boveri, Th., 1887: Zellenstudien. Bd. I. Jena.

—, 1888: Zellenstudien. Bd. II. Jena.

—, 1905: Zellenstudien. Bd. V. Jena.

—, 1907: Zellenstudien. Bd. VI. Jena.

Bury, J., 1913: Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° C. auf die Entwicklung der Echinideneier. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 36.

Conklin, E. G., 1912: Experimental Studies on Nuclear and Cell Divisions in the Eggs of Crepidula. Journal of Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Vol. XV, Serie 2.

Driesch, H., 1893: Entwicklungsmechanische Studien III—VI. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55.

—, 1895: Entwicklungsmechanische Studien VII—X. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 11.

Flemming, W., 1889: Amitotische Kernteilung im Blasenepithel des Salamanders. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34.

Fol, 1877—1878: Recherches sur le fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mem. de la Soc. de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève, T. 26.

Gurwitsch, A., 1904: Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Haecker, V., 1892: Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. f. Anat., Bd. 5.

—, 1894: Über generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

—, 1895a: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46.

—, 1895b: Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.

—, 1897: Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49.

—, 1899: Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena.

—, 1900: Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. 17.

—, 1903: Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 37.

—, 1909: Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. Zool., Bd. 1.

—, 1912: Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig, 2. Auflage.

Halkin, 1902: Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biologie, T. 18.

Henneguy, 1891: Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, T. 27.

Hertwig, O. und R., 1887: Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jenaische Zeitschr., Bd. 20.

Hertwig, O., 1890: Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jenaische Zeitschr., Bd. 24.

v. Klinckowström, 1897: Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48.

Knauthe, 1907: Das Süsswasser. Neudamm.

Kostanecki, 1904: Cytologische Studien an parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Maktra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64.

—, 1911: Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von Maktra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, Abt. II.

Loeb, J., 1896: Über Kernteilung ohne Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 2.

—, 1906: Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

Matscheck, H., 1910: Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch., Bd. 5.

Reuter, E., 1909: Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. Helsingfors.

Rückert, J., 1895: Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.

Schiller, J., 1909: Über künstliche Erzeugung „primitiver" Kernteilungsfiguren bei Cyclops. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 27.

Schneider, K. C., 1910: Histologische Mitteilungen. III. Chromosomengenese. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 1.

Selenka, 1881–1882: Entwicklung der Seeplanarien. Biol. Zentralbl., Bd. 1.

Van der Stricht, 1892: Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, T. 23.

Wilson, 1902: Experimental studies in cytology II. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 13.

Wolf, E., 1905: Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Spengel, Zool. Jahrb. Syst., Bd. 22.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Zeichenapparat und Reichert Immers. 18c und Kompens.-Okul. 12 angefertigt, ausser Fig. 8, bei der ein Reichert-Apochromat 1,5 benutzt wurde.

Fig. 1. Cyclops viridis, Oviduktei, biseriale Anordnung mit „Streifen" und Sphären.
Fig. 2. Cyclops albidus, Oviduktei, 4h bis 28°, biseriale Anordnung mit Chromosomenversprengung.
Fig. 3. Cyclops viridis, Reifung, 1h bis 24°, vierpolige Mitose.
Fig. 4. Cyclops viridis, Furchung, 1h 31°, Umwandlung der Chromosomen zu Idiomeren.
Fig. 5. Cyclops viridis, Furchung, 2h 35°, Lochkern.
Fig. 6 und 7. Cyclops viridis, Furchung, 1h 12' 34°, Idiomeren in Prophase.
Fig. 8. Cyclops viridis, Furchung, 1h 35°, Idiomeren mit spiralig gewundenen Doppelchromosomen.
Fig. 9. Cyclops viridis, Furchung, 1h 12' 34°, die Membranen der Idiomeren haben sich aufgelöst.
Fig. 10. Cyclops viridis, Furchung, 1h 12' 34°, unregelmässige Anaphase.

Mit Genehmigung der philosophischen Fakultät ist von der eingereichten Arbeit die lithographische Tafel weggelassen worden. Die vollständige Arbeit erscheint im Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 84.

Lebenslauf.

Ich, Alfred Louis Julius Tobias, bin am 3. März 1889 zu Amtsfreiheit bei Senftenberg (Prov. Brandenburg) geboren. Im Jahre 1892 trat ich in die Vorschule der Realschule zu Görlitz in Schlesien ein und bestand hier 1905 die Abschlussprüfung, auf Grund deren ich in die Obersekunda der Ober-Realschule zu Freiburg in Schlesien eintrat. Im Jahre 1908 bestand ich die Reifeprüfung dieser Anstalt und besuchte dann die Universitäten Tübingen und Halle, wo ich mich hauptsächlich dem Studium der Naturwissenschaften widmete.